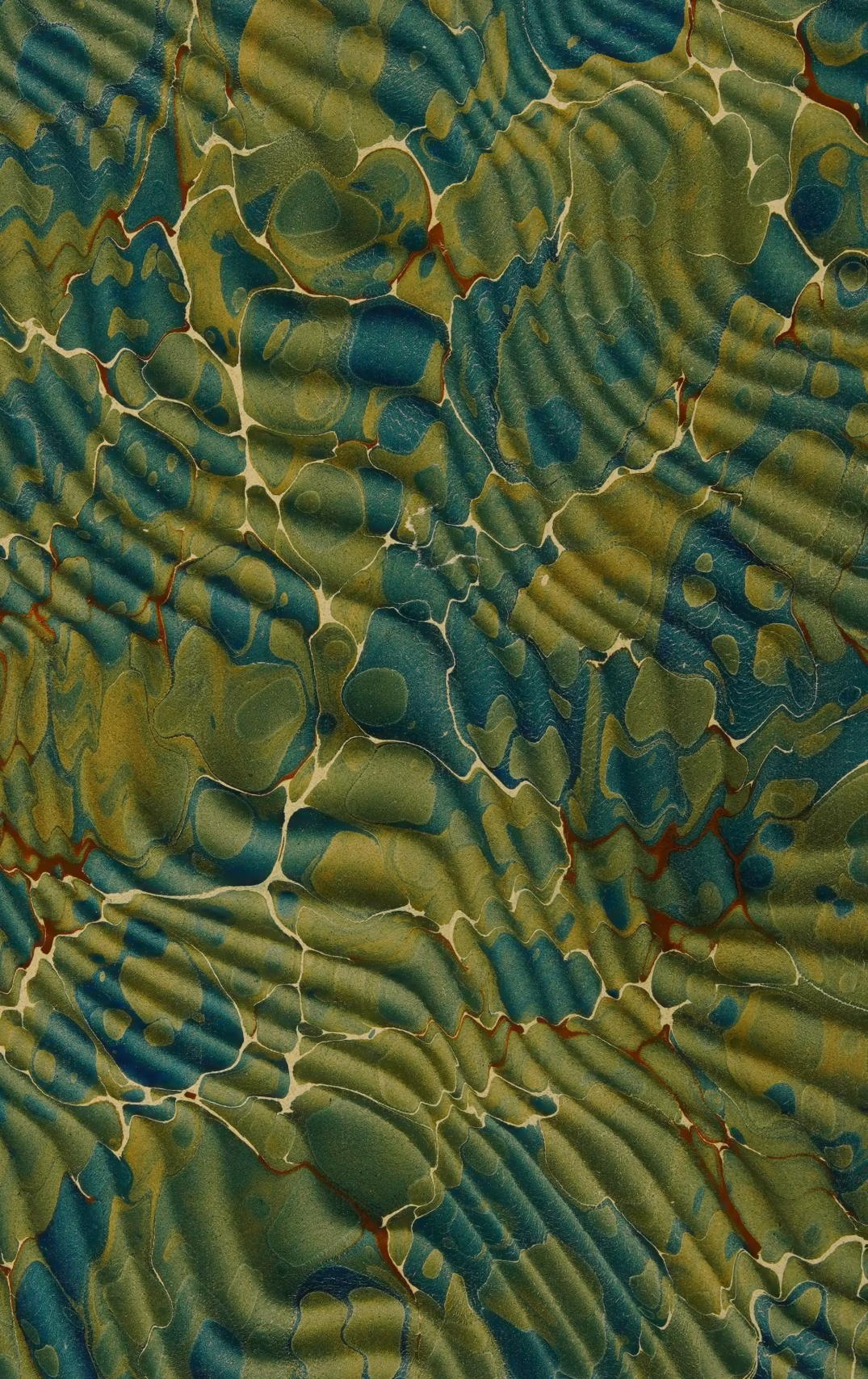
9H84
T

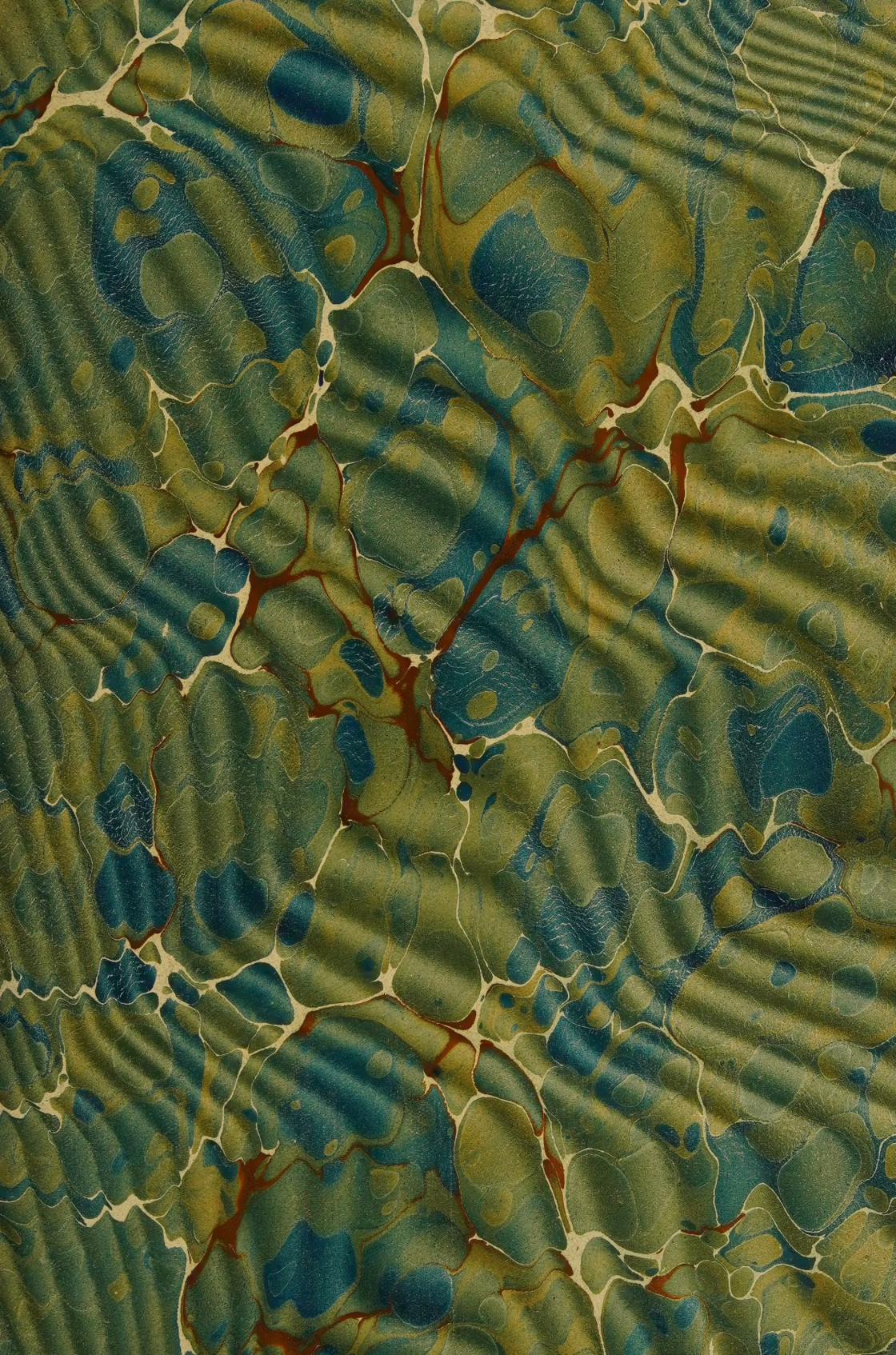
SHL
WITHDRAWN

5

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/protist_1912_25





33038

Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn

herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann und **Dr. S. von Prowazek**

Berlin Hamburg

Fünfundzwanzigster Band

Mit 13 Tafeln und 52 Textfiguren

JENA
Verlag von Gustav Fischer
1912

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

Seite

Awerinzew, S.: Beiträge zur Kenntnis der Protozoen. II. (Mit 1 Microphotographie im Text) 1

Popoff, Methodi: Über die geschlechtliche Fortpflanzung von Euglypha alveolata Duj. (Mit Tafel 1 u. 2 und 8 Textfiguren) 8

Gläser, Hans: Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms. (Mit Tafel 3—8 und 5 Textfiguren) 27

Zweites Heft.

Pascher, A.: Über Rhizopoden- und Palmellastadien bei Flagellaten (Chrysomonaden), nebst einer Übersicht über die braunen Flagellaten). (Mit Tafel 9 und 7 Textfiguren) 153

Wiesner, Hans: Zur Systematik adriatischer Nubecularien, Spiroloculinen, Miliolinen und Biloculinen. (Mit 4 Textfiguren) 201

Ikeda, Iwaji: Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. I. The Life-History of a New Actinomyxidian, Tetractinomyxon intermedium g. et sp. nov. (Mit Tafel 10 und 1 Textfigur) 240

Prowazek, S. v.: Entamoeba. (Mit 6 Textfiguren) 273

Comes, Salvatore: Riproduzione e morfologia di Dinenympha gracilis Leidy flagellato ospite dell' intestino dei Termitidi. (Mit Tafel 11 und 6 Textfiguren) 275

Drittes Heft.

Nägler, Kurt: Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei Chilomonas paramaecium. (Mit Tafel 12 u. 13 und 1 Textfigur) 295

Gruber, Karl: Biologische und experimentelle Untersuchungen an Amoeba proteus. (Mit 10 Textfiguren) 316

Nöller, Wilhelm: Die Blutprotozoen des Hamsters (Cricetus frumentarius Pall.) und ihre Übertragung. (Vorläufige Mitteilung.) (Mit 4 Textfiguren) 377

—: Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe. (Mit 5 Textfiguren) 385

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beiträge zur Kenntnis der Protozoen.

II. [1])

Von

Prof. S. **Awerinzew** (z. Z. Amani, D. O. A.).

(Mit 1 Microphotographie im Text.)

1. Über Chromatinstruktur.

In einigen meiner früheren Arbeiten über Protozoa ist von mir bereits erwähnt worden, daß es mir gelungen ist, eine äußerst eigenartige Chromatinstruktur zu beobachten. Nun möchte ich diese Befunde kurz zusammenfassen.

Bei Untersuchungen gut fixierter und gefärbter (letzteres mit Giemsa oder, was noch besser ist, mit Delafield's Hämatoxylin) dünner Schnitte durch Protozoa bekommt man ohne große Schwierig-

[1]) Diese Notizen sind eine Fortsetzung der in Bd. 2 der „Annales de Biologie lacustre" (1907) gedruckten „Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserprotozoen" I.

Anmerkung des Verfassers. Die vorliegenden Notizen sind von mir während meiner Krankheit, der ich gerade zu der Zeit verfiel, da ich mich mit Eifer zum Studium der so reichen Protistenwelt der Tropen anschickte, geschrieben worden. Ich bin stets der Meinung gewesen, daß die einzelnen fragmentarischen Beobachtungen, die ein jeder von uns macht, zwecks Kraftökonomisierung nicht verloren gehen dürften. Vielmals ist es mir vorgekommen, von nicht publizierten Beobachtungen zu hören, welche entweder durch die darin ausgesprochenen Anschauungen für mich Interesse besaßen, oder als Keime weiterer Arbeiten gedient haben könnten.

Ich selber bin im Besitz keiner geringen Zahl derartiger Beobachtungen, da ich aber zurzeit fern von der Heimat bin, habe ich nicht alle meine Notizen bei der Hand. Darum begnüge ich mich jetzt mit der Bekanntmachung eines Teils derselben. Ich hoffe später auf derartige Notizen zurückzukommen und auch meine übrigen Befunde bekanntmachen zu können. Das Fehlen von Literaturangaben ist einerseits meiner Krankheit, andererseits aber dem Mangel an nötigen Büchern, welche ich hier in Afrika nicht haben kann, zuzuschreiben.

keit zu sehen, daß, sogar in den Fällen, wo das Chromatin als kompakte Masse vorkommt, dasselbe in Wirklichkeit aus einer Unzahl kleiner Kügelchen, oder, richtiger gesagt, kleinen Tröpfchen besteht. In anderen Fällen können Bilder zu Gesicht kommen, die ganz und gar an Bütschli's Schaumstruktur des Protoplasmas erinnern. Meiner Meinung nach haben wir aber keinen Schaum, in dessen Knotenpunkten Chromatinpartikelchen eingelagert sind, vor uns. Ähnliche Chromatinstrukturen konnte ich sowohl im Caryosom, als auch in der außencaryosomalen Zone auffinden. Gelang es mir, die Struktur einzelner Chromosomen eines in Teilung begriffenen Kernes zu unterscheiden, so bekam ich dieselbe Struktur zu sehen.

Im Chromatin außerhalb des Kernes konnte ich ebensolche Bilder beobachten, wobei das Verhalten der verschiedenen Chromosomen besonders beachtenswert ist, da die erwähnte Struktur meistens, wenn nicht ausschließlich, in chromidialen Gebilden, die als generative Chromidien auftreten, zu treffen ist, während sie in den vegetativen Chromidien, die eine trophische oder plastische Rolle spielen, sehr bald verschwindet.

Versuche von Untersuchungen der Struktur der Chromatintropfen selber bleiben bis jetzt erfolglos; so wenigstens ist es mir ergangen mit der Ausnahme eines einzigen Befundes. — Stellenweise färben sich diese Tropfen nicht ganz gleichmäßig; die Farbintensität nimmt vom Centrum zur Peripherie zu. Ich bin lange Zeit im Zweifel gewesen, ob das nicht eher eine optische Erscheinung, eine Täuschung des Auges wäre, die durch die Lichtbrechungserscheinungen im untersuchten Objekt hervorgerufen wird. Später aber habe ich einige Male Chromatintropfen mit stark gefärbtem Rand und ganz ungefärbt gebliebenen zentralem Teil gesehen. Dieses Verhalten der Tropfen beweist uns, wie mir scheint, daß die chemische Beschaffenheit derselben nicht homogen ist. Möglicherweise haben wir es hier mit einer Erscheinung zu tun, die durch das Eindringen irgendeines Stoffes, z. B. des Sauerstoffes, in den Tropfen bedingt wird.

Wenn die Chromatintröpfchen sich einander nähern, verschmelzen sie gleichsam miteinander; dann macht ihre peripherische Schicht den Eindruck einer schaumigen Masse, in deren Knotenpunkten größere Chromatinpartikelchen eingelagert sind, während in den Waben eine andere Substanz eingeschlossen zu sein scheint. Aber ebenso wie aus den künstlich angefertigten Schäumen einzelne ihn ausmachende Bläschen abzutrennen sind, wobei letztere eine kugelige Form annehmen (ein derartiges Verhalten habe ich selber im Laufe einiger von mir angestellten Versuche beobachten können), so können

auch in den chromatischen Gebilden einzelne Tropfen von der gemeinsamen schaumigen Masse sich abscheiden.

Zu diesem Schlusse bin ich durch meine Untersuchungen am Kern und an chromatischen Gebilden gelangt, die ich sowohl an lebendem als auch an fixiertem und in verschiedener Weise bearbeitetem Material angestellt habe. Das fixierte Material wurde entweder in Schnitte zerlegt, oder es wurden Totalpräparate oder auch Quetsch- oder Strichpräparate angefertigt.

Aus dem oben Angeführten ersehe ich die vollkommene Selbständigkeit einzelner Chromatintropfen, welche ihnen sogar dann nicht abkommt, wenn sie höher angeordnete Komplexe — sei es einzelne Teile eines ruhenden Kernes oder gar solche Gebilde, wie es die Chromosomen sind — bilden.

Die sehr wichtige Frage, betreffend das Anwachsen der Zahl solcher Kügelchen in den chromatischen Gebilden bleibt noch unaufgeklärt. Möglicherweise verläuft dieser Prozeß ebenso, wie er von verschiedenen Autoren mehrmals für die dem Kern oder Plasma gehörenden Körner beschrieben worden ist — und zwar durch eine Durchschnürung des biskuitförmig ausgezogenen Körnchens. Nur scheint mir dieser Prozeß im gegebenen Falle etwas anders zu verlaufen, und zwar ebenso wie in den künstlichen Schäumen; — durch Auftreten einer Querwand zerfällt der Tropfen sehr rasch in zwei Teile, was gewiß durch den Umfang des sich teilenden Tropfens und den Zug, den derselbe seitens anderer Tropfen erleidet, bedingt wird.

Wenn das Vorkommen einer derartigen Struktur des Chromatins an und für sich wenig Interesse erweckt, so kann die Beziehung derselben zu den Oxydations- und anderen vegetativen Prozessen ein größeres Arbeitsfeld liefern. Meiner Meinung nach würde es wichtig sein, die Beständigkeit einer derartigen Struktur festzustellen. Ich denke, daß ein tieferes Einsehen in die Mendel'schen Gesetze nur durch nähere Untersuchungen der physikalisch chemischen Kernstrukturen und deren Veränderungen unter verschiedenen Bedingungen ermöglicht sein kann. Das Annehmen der Existenz ganz selbständiger Chromatintropfen wird uns vielleicht mit der Zeit die Möglichkeit geben, diesen Erscheinungen etwas näher zu treten. Gleichzeitig mit den Chromosomen können ja auch strukturell einfachere Elemente als selbständige Gebilde bestehen.

2. Über Isolation der Exkrete.

Es ist schon vielmals betont worden, daß im Organismus der Protozoa und Metazoa parallele Gebilde vorkommen. Ich will nun

auf einen dieser Fälle hinweisen. In der in der „Zeitschr. f. wiss. Zool." baldigst erscheinenden posthumen Arbeit des Prof. Faussek (1911) („Vergleichend-embryologische Studien") hat der Verfasser seine Aufmerksamkeit der Frage über die Excretanhäufungen im Körper verschiedener Metazoen während deren Entwicklung zugewendet. Auch bei den Protozoen treffen wir öfters eine ähnliche Isolation der Excrete im Innern des Organismus selber. So habe ich beim Untersuchen des protoplasmatischen Körpers von *Hastigerina* und *Orbulina* in diesem eine ungemein regelmäßige Verteilung der Excrete beobachten können; es befand sich nämlich je eine Excretanhäufung von regelmäßig kugeliger Form gegenüber einer jeden Schalenöffnung. Bei näherer Untersuchung erwiesen sich diese Excretanhäufungen von einer glasartigen Membran umgeben.[1])

Auch bei *Gromia* finden wir eine ähnliche Isolation der Excrete im Innern des Körpers dieses Rhizopods, die durch Sterkomenbildung erzielt wird. Das Protoplasma scheidet eine Schicht Pseudochitins ab (aus welchem auch die Schale gebildet wird), die überflüssigen und für das Weiterleben des Tieres schädlichen Substanzen damit umgebend und sie dadurch unschädlich machend. Dabei muß auch die große Ähnlichkeit zwischen derartigen Anhäufungen bei *Gromia* und dem Phäodium gewisser *Radiolarien* betont werden; das letztere ist auch nichts anderes als eine solche Excretanhäufung.[2])

Und weiter. Beim Untersuchen der feinsten Struktur verschiedener Foraminifera-Schalen ist es nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß innerhalb derselben eine bedeutende Zahl von Excretkörperchen abgelagert ist. Außerdem können wir noch eine Ausscheidung von flüssigem, aufgelöstem Excret beobachten, die durch die Aktivität der kontraktilen Vacuolen zustande geführt wird.

Das Vorhandensein der Excrete beeinflußt die osmotischen Prozesse im Organismus und führt unumwunden, falls sie nicht beizeiten isoliert oder ausgeschieden werden, zur Störung der Lebensfunktionen. Besonders anregend ist die Tatsache, daß da, wo die Ausscheidung der Excrete in gelöstem Zustande wegbleibt, das Protoplasma die Fähigkeit besitzt, Pseudochitin abzuscheiden, welches letztere zum Aufbau der Schale (oder auch anderer Gebilde), aber auch zur

---

[1]) Sowohl die regelmäßige Form dieser „Sterkome", als auch deren regelmäßige Verteilung weisen, meiner Meinung nach, auf das Vorhandensein sehr regelmäßiger Strömungen im Protoplasma von *Hastigerina* und *Orbulina*.

[2]) Ein gewisser Parallelismus zwischen *Gromia* und den Phaeodaria ist bei einer ganzen Reihe anderer Gebilde, worauf ich aber hier nicht näher eingehen will, bemerkbar.

Isolierung der Excrete dient. Auf verschiedene Reize, die, im Grunde genommen, derselben Ursache zuzuschreiben sind, reagiert das Protoplasma immer in derselben Weise.

In den Fällen aber, wo das Protoplasma Pseudochitin nicht ausscheiden kann, ist es auch nicht fähig, dem schädlichen Einfluß der Excrete zu widerstehen, falls letztere dank anormalen Verhältnisse sich im Organismus anhäufen. Der in diesem Falle auftretende Parallelismus zwischen Protozoa und Metazoa gibt, meiner Meinung nach, eine weitere Bestätigung der Anschauung, daß diese zwei großen Gruppen als parallele, voneinander unabhängige, nicht aber einander untergeordnete Gruppen aufzufassen sind. Sowohl in den oben angeführten Untersuchungen an Protozoen, als auch, z. B. bei der Entwicklung von *Blatta orientalis*, nach den Angaben von Prof. Faussek (1911) können beide Phänomene (sowohl das Ausscheiden der Excrete im flüssigen Zustande, als auch die Ablagerung derselben im Organismus) beobachtet werden. In beiden Gruppen kommen die Excrete in der äußeren Körperhülle, die ja ein Abscheidungsprodukt des Organismus ist, vor. Es seien hier nur die Schalen der Foraminifera, die Cuticula einiger Polychaeta, Echinoidea u. a. erwähnt.[1])

Also können wir sagen, daß auf Reize und Einflüsse gewisser Art die Organismen in einer ganz bestimmten Weise reagieren. Eins der wichtigsten Probleme der nächsten Zeit besteht in der Aufklärung der Frage, in welcher Weise, sei es im Auftreten verschiedener Lebenserscheinungen oder verschiedener Gebilde, die Organismen auf verschiedene innere oder äußere Einflüsse reagieren. Allein es steht uns eine ungemein große Schwierigkeit im Wege, da die von uns beobachteten Erscheinungen immer das Resultat einer ganzen Reihe verschiedener Einflüsse sind. Eine solche Arbeit würde vieles — von der äußeren Seite wenigstens — in den Erscheinungen der Formbildung und auch in den Vererbungserscheinungen aufklären. Ich will nur noch darauf hinweisen, daß man die Konvergenzerscheinungen viel mehr in Betracht nehmen sollte, als es bis jetzt getan worden ist.

3. Über Erscheinungen des Heliotropismus bei *Volvox aureus*.

Die so interessante Frage des Heliotropismus ist noch verhältnismäßig weit von ihrer Lösung entfernt. Zur Lösung derselben

[1]) Es muß nebenbei gesagt werden, daß die „Zooxantellen" der *Crinoidea* keine mit dem letzteren in Symbiose lebenden Algen, sondern ebenfalls isolierte Excretanhäufungen sind.

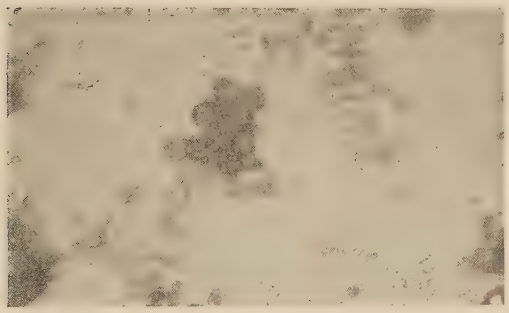
scheint mir am allerrichtigsten der von Loeb gewählte Weg. Ich habe meinerseits eine ziemlich große Anzahl von Untersuchungen über Heliotropismus an Meerestieren angestellt, habe sie aber nicht veröffentlicht, da sie ganz und gar im Einklang mit den Untersuchungen Loeb's (welche letztere mir während meiner Arbeit unbekannt geblieben waren) sich erwiesen haben. An dieser Stelle möchte ich nur auf eine interessante Tatsache hinweisen. — In meinen Kulturen ist eine Zeitlang eine große Anzahl von *Volvox aureus* aufzufinden gewesen; es waren darunter sowohl soeben entstandene junge Kolonien, in denen die parthenogenetische Entwicklung noch nicht begonnen hatte, als auch solche, die viel älter und größer waren und bereits Tochterkolonien enthielten. Nun konnte ich öfters beobachten, daß die ersteren einen starken positiven Heliotropismus besaßen, während bei den zweiten — älteren — Kolonien der Heliotropismus ebenso stark negativ war. Dank diesem verschiedenen Verhalten war es mir stets sehr leicht, neues von Exkursionen mitgebrachtes Material dem Alter nach in zwei Kulturen zu verteilen, und zwar durch folgendes Verfahren. Das Uhrschälchen mit dem Material wurde in einer bestimmten Stellung zur Lichtquelle gestellt; nach 1—2 Minuten waren bereits alle jungen Kolonien an der dem Licht zugekehrten Seite versammelt, während die alten in der entgegengesetzten Stelle sich aufhielten. Beim Umdrehen des Uhrschälchens konnte ich beobachten, wie diese Kolonien ihre Stellungen rasch wechselten. Also hat es sich erwiesen, daß ein und derselbe Organismus in verschiedenen Lebensmomenten einen verschiedenen Heliotropismus besitzt. Meiner Meinung nach kann diese Erscheinung so erklärt werden, wie es Loeb tut; er nimmt an, daß in den Erscheinungen des Heliotropismus die im Organismus verlaufenden physikalisch-chemischen Prozesse eine bedeutende Rolle spielen. Das Aufkommen oder Verschwinden dieser oder jener Verbindungen, oder dieser oder jener physikalische Zustand des Protoplasmas führt unter Einwirkung des Lichts zu verschiedenen photochemischen Reaktionen, welche letzteren die oder jene Bewegung, also entweder einen positiven oder negativen Heliotropismus an Tiere hervorrufen.

4. Über die Struktur der Hülle bei *Synura uvella*.

In der letzten Zeit hat Lemmermann eine neue *Synura*-Art (*Synura reticulata*) beschrieben (leider habe ich seine Arbeit bis jetzt nicht zu sehen bekommen). Nach Lemmermann zeichnet sich (im systematischen Sinne) diese Art durch den netzartigen Bau ihrer

Hülle aus. Meiner Meinung nach dürfte dieses Merkmal kaum genügen. Bereits im Jahre 1900 veröffentlichte ich in der „Trav. Soc. Natural. St.-Pétersbourg“ eine russisch gefaßte Notiz (der aber ein deutsches Resumé folgte) über die Struktur der Hüllen einiger Protozoen. In dieser Notiz betonte ich, daß für nähere Untersuchungen der Hüllen es unbedingt nötig sei, verschiedene Austrocknungsverfahren anzuwenden [1]). Ich bediente mich dieser Methode auch beim Untersuchen der Hüllen von *Synura uvella*; es erwies sich, daß dieselbe hexagonale Verdickungen besitzt, welche im ganzen netzartig auftreten, dabei sind die die Oberfläche der Hülle bedeckenden kleinen Stacheln immer nur in den Knotenpunkten dieses Netzes eingelagert (Textfig. A).

Auf Grund dieser Beobachtungen muß ich denken, daß bei der von Lemmermann beschriebenen *Synura* das Merkmal, das auch *Synura uvella* besitzt, nur schärfer ausgeprägt ist. Es wäre also kaum möglich, die erstere in eine neue Art abzusondern.



Textfig. A.
Microphotographie eines Trockenpräparates der Hülle von *Synura uvella* (1900).

Dieses Beispiel zeigt uns, wie wenig wir noch überhaupt von der Struktur der Protozoenhüllen wissen und wie viel noch auf diesem Gebiete getan werden könnte durch Anwenden der von Bütschli in seinen Arbeiten ausführlich ausgearbeiteten Methoden.

Derartige Untersuchungen sind nicht nur in rein beschreibendem und systematischem Sinne von Bedeutung, sondern sie können uns zur Lösung einiger Fragen betreffend der Struktur der äußeren Protoplasmaschicht und auch betreffend der die oder jene Form bedingenden Faktoren verhelfen.

[1]) Dank dieser Methode gelang es mir, die feinste Struktur des *Coleps*-Panzer zu untersuchen.

Amani D. O. A., Juni 1911.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut Sofia-Bulgarien.)

Über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Euglypha alveolata* Duj.

Von

Methodi Popoff.

(Hierzu Tafel 1 u. 2 und 8 Textfiguren.)

Die Frage nach der Bedeutung des Chromidiums und nach der Möglichkeit der Entstehung von Sekundärkernen aus demselben hat in den letzten Jahren durch die anregenden theoretischen Ausführungen Hartmann's wieder an Interesse gewonnen. Gestützt auf eigene Beobachtungen und auf solche anderer Forscher hat Hartmann nachzuweisen versucht, daß die Sekundärkerne niemals aus einem Chromidium entstehen können, sondern daß sie immer ihren Ursprung mehr oder weniger gut ausgesprochenen Kernteilungen verdanken. Wenn auch die Tatsache, daß vielfach Sekundärkerne durch Mitose des Primärkernes gebildet werden nicht abzuweisen ist, so bleiben doch noch Fälle vorhanden, bei welchen die Sekundärkerne auch direkt durch Kondensation aus einem im Plasma vorhandenen Chromidium entstehen. Solch einen Fall habe u. a. auch ich bei der Entwicklung von *Amoeba minuta* beobachten können. Ähnlich lautende Angaben über die Bedeutung des Chromidiums bei den geschlechtlichen Prozessen mancher Protozoen sind auch in der vorliegenden Arbeit enthalten. Diese Beobachtungen sind an der Monothalamie *Euglypha alveolata* Dujardin gemacht worden, welche ich in ziemlich großen Mengen in einem frisch aus der nächsten Umgebung von Sofia (von einer Pfütze mit verwesendem Heu im Städtischen Garten) geholten Instituts-

material habe finden können. Die Euglyphen waren in Encystierung begriffen oder zeigten schon fertig ausgebildete Cysten. Die nähere Beobachtung ergab, daß geschlechtliche Prozesse im Gang waren; ich benutzte daher die Gelegenheit, die dieselben begleitenden feineren Veränderungen des Kernes und des Plasmas genauer zu studieren. Hier lasse ich die gewonnenen Resultate folgen.

Von irgendwelchen theoretischen Erörterungen habe ich Abstand genommen, da sich dieselben mit dem in meiner oben erwähnten Arbeit vertretenen Standpunkt decken würden, auf die ich deshalb verweise.

Die Art, welche mir zur Verfügung stand, hat eine Schale, deren hinterer Teil breiter als der vordere und regelmäßig abgerundet ist (Textfig. A). Die Länge schwankt zwischen 70—82 μ, die Breite zwischen 40—50 μ. Die Skeletschuppen sind von ovaler Form und regelmäßig in Längsreihen, welche miteinander alternieren, angeordnet. Indem ein Teil jeder Schuppe seitlich von den Nachbarschuppen überdeckt wird, erscheinen sie vom ersten Blick an als regelmäßige Sechsecke, die dicht zusammengekittet sind. Je vier dem hinteren Schalenteil angehörende Schuppen haben einen stacheligen Fortsatz, welcher gewöhnlich spitz ausläuft und nur in seltenen Fällen stumpf abgebrochen ist. Die Stacheln sind fast um 90° voneinander entfernt. Die Schalenöffnung ist kreisrund und von zwei Reihen gezähnter Schuppen umstellt. Die Zähnchen sind sehr fein und nur an der vorderen Schuppenhälfte beschränkt; eine jede von den bezahnten Schuppen läuft vorn in einem stacheligen Fortsatz aus.

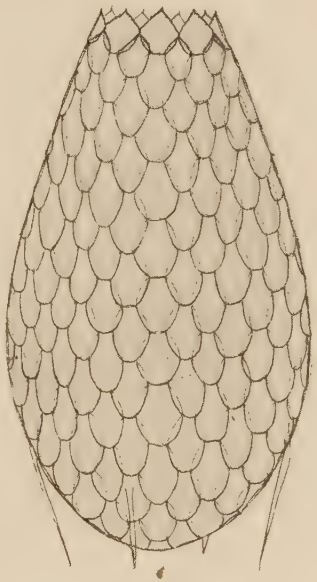


Fig. A.

Diesen Merkmalen gemäß ist die von mir studierte Form mit der von Dujardin wie auch von Leidy als *Euglypha alveolata* Duj. beschriebenen Art identisch. Penard und Awerinzew betrachten aber als zu *Euglypha alveolata* hingehörend nur solche Formen, welche keine stacheltragenden Schuppen besitzen. Die mit 1—8 Stacheln

versehenen Formen faßt Penard als eine Species für sich — d. i. *Euglypha brachiata* — zusammen, bei welch letzterer er wiederum zwei Varietäten unterscheidet: *Euglypha brachiata* var. *flexuosa* mit langen, etwas gebogenen Stacheln, und *Euglypha brachiata* var. *brevispina*, deren Stacheln kürzer und geradlinig sind. Dieser letzten Varietät würde sich nun meine Form einreihen. Awerinzew dagegen sondert die mit Stacheln versehenen Formen als eine besondere Art — *Euglypha cristata* — ab, in welcher er je nach der Form und der Art, wie die Stacheln am Körper angebracht sind, wiederum 4 Formen α, β, γ und δ unterscheidet. Er reiht die *Euglypha brachiata* var. *brevispina* zu seiner *Euglypha cristata* Forma δ ein. Es ist zu ersehen, wie ein und dasselbe Merkmal verschiedenen Forschern zur Aufstellung verschiedener Arten und Varietäten Anlaß gibt, ein Umstand, welcher auf die Unzulänglichkeit der Artunterscheidungsmerkmale bei den Euglyphen hinweist. Deshalb habe ich mich entschlossen, die alte Artumgrenzung von Dujardin und Leidy beizubehalten.

Die Schale wird von einem Protoplasmakörper eingenommen, welcher die bekannte typische Struktur und Schichtendifferenzierung aufweist (siehe die eingehenden Beschreibungen von Leidy, Gruber, Blochmann, Schewiakoff, Penard u. a.) und zwar ganz unten um den großen bläschenförmigen Kern eine Schicht dichten Protoplasmas, in der Mitte eine Schicht granulierten Protoplasmas, wo auch die contractilen und die Nahrungsvacuolen sich befinden, und nach der Schalenöffnung zu eine Schicht von vacuolisiertem Protoplasma.

Außer in diesem typischen vegetativen Zustand sind mir aber, wie gesagt, sehr oft auch Exemplare zu Gesicht gekommen, welche in den verschiedensten Stadien der Encystierung waren und zwar konnte ich bei näherem Untersuchen die folgenden Entwicklungsmomente unterscheiden.[1])

Es kommen zuerst Tiere, deren Plasma in die Schale eingezogen ist, so daß die Schalenöffnung fest verschlossen bleibt. An der Verschlußstelle ist das Protoplasma dicht und durchsichtig-hyalin, während im Innern der Schale dasselbe gekörnert und grau aussieht. Um den großen Kern sind viele Reserveskelettschuppen angeordnet. Diesem Stadium läßt sich ein weiteres einreihen, bei dem das Protoplasma von der Schalenöffnung stark nach dem Innern zusammengezogen

[1]) Die Beobachtungen am Leben stellen keine ununterbrochene Reihe an ein und demselben Individuum dar, sondern sind meistens an verschiedenen Tieren gemacht worden.

ist und eine ovale Form angenommen hat. Die Schalenöffnung ist nun bei solchen Tieren von einem diaphragmaartigen hyalinen Gebilde verschlossen, welch letzeres bei der Zurückziehung des Plasma sich von demselben abgesondert hat. In einem weiteren Stadium fangen die Reserveschuppen sich an der Peripherie des Protoplasma anzuordnen an, d. i. der Beginn von der Bildung einer zweiten ovoidalen Schale, von deren allmählichen Ausbildung man alle Stadien lückenlos verfolgen kann. Dieselbe ist erheblich kleiner (Länge 60—66 μ, Breite 36—40 μ) als die ursprüngliche, nun äußere Schale, ist mit dem zugespitzten Ende des Ovoids nach der Schalenöffnung zugewendet und ist gewöhnlich etwas schief zur Längsachse der äußeren Schale gestellt. Die Skelettschuppen sind ebenfalls von ovaler Form und zeigen genau dieselbe regelmäßige Anordnung wie die Schuppen der äußeren Schale, nur sind sie etwas dicker. Anfangs ist die neue Schale gleichmäßig von einem körnigen grau aussehenden und fast undurchsichtigen Protoplasma ausgefüllt. Bald aber kommt es auch hier zu einer Differenzierung, indem die dem vorderen zugespitzten Ende zugewendete Protoplasmapartie heller wird. In einem weiteren Stadium beginnt der Plasmakörper sich von neuem zusammenzuziehen. Er wird undurchsichtiger, von dichterer Konsistenz und nimmt wieder seine ovale Form an. An sein vorderes Ende bleibt das Ovoid mit einem hyalinen Band am Pol der inneren Schale aufgehängt. Dieses Band nimmt seinen Ursprung eben von der oben genannten hyalinen Plasmapartie. Von diesem Stadium an bis zur vollständigen Abkugelung des Plasmakörpers sind alle Zwischenstufen leicht zu verfolgen. Im Kugelstadium ist das Protoplasma ganz dunkelgrau, stark granuliert, mit einer etwas helleren Partie in der Mitte, welche dem Kern entspricht. Die Kugel (Diameter 36 μ) ist anfangs mit einer sehr dünnen, durchsichtigen glatten Membran umgeben. Die Membran wird mit der Zeit immer deutlicher und nimmt eine schwach-gelbliche Farbe an. Gleichzeitig damit wird ihre Peripherie mit sehr feinen punktförmig erscheinenden Erhebungen verziert, welch letztere der Membran ein sehr charakteristisches Aussehen geben. Auf diese Weise kommen wir zum Stadium einer vollständig ausgebildeten Cyste (Textfig. B). Neben den Cysten mit einem noch einheitlich erscheinenden Inhalt sieht man auch solche, deren Entwicklung weiter fortgeschritten ist und deren Cysteninhalt eine maulbeerförmige Beschaffenheit aufweist; öfter sind auch Cysten zu beobachten, welche schon von gut ausgebildeten kleinen runden Körpern ganz ausgefüllt sind. In jedem dieser Körper ist ein rundes oder manchmal etwas eckiges, stark lichtbrechendes

Körperchen, der Kern, sehr deutlich wahrzunehmen (Textfig. B). Die Mitte der Cyste weist immer noch eine helle, von den runden Körpern (Gameten, wie sich später herausgestellt hat) nicht eingenommene Stelle. Dies ist die Partie, welche dem Primärkern entspricht. Die Gameten liegen zuerst dicht beisammen; man sieht aber auch Stadien, wo sie aufgelockert und äußerst deutlich umgrenzt sind (Textfig. C). Zwischen den Gameten ziehen sich feine Plasmastränge hin. In allen diesen Stadien sind die Gameten noch bewegungslos. Eine Bewegung konnte ich nur bei solchen Exemplaren wahrnehmen, bei denen die Cystenmembran durch einen Riß geplatzt war und ein Teil von den Gameten in den inneren Schalenraum ausgetreten waren (Textfig. D). Die Bewegungen waren sehr lebhaft, stark zitternd und vor- und rückwärtsgleitend. Geißeln konnte ich in diesen Fällen nicht gut wahrnehmen, trotzdem die Art der Bewegung auf

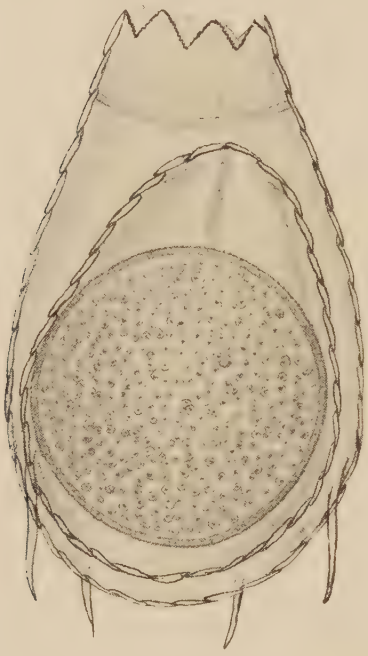


Fig. B.

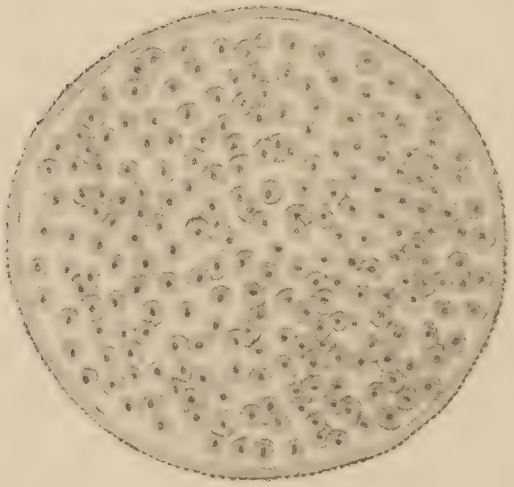


Fig. C.

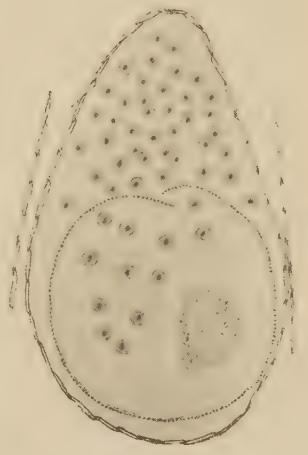


Fig. D.

deren Vorhandensein schließen ließ. Das Austreten der Gameten aus der inneren Schale konnte ich nicht direkt verfolgen, wohl aber sah ich ein paarmal Exemplare, bei welchen die innere Schale an dem spitzen Pol durch das Auseinanderrücken der Skelettschuppen geöffnet und die Gameten in die äußere Schale herausgetreten waren (Textfig. E, F). Diese letztere aber blieb immer noch mit dem

Fig. E.

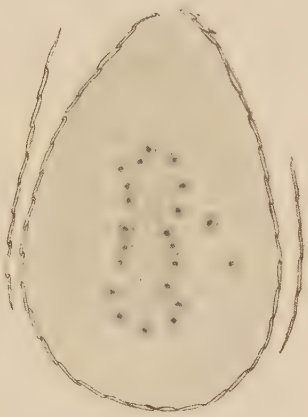


Fig. F.

Diaphragma verschlossen. Wie die Gameten von hier aus frei werden, konnte ich nicht beobachten. Ganz leere Schalen mit einer schon desaggregierten inneren Schale habe ich beobachtet, aber die Einzelheiten des Vorgangs sind mir unbekannt geblieben.

Wenn man eine reife Cyste mit noch erhaltener oder spontan geplatzter Cystenmembran vorsichtig unter das Deckgläschen drückt, so zersprengen alle Cystenhüllen und die Gameten kommen nach außen. Nach einigen Augenblicken fangen die Gameten ihre raschen zitternden Bewegungen an. Bei aufmerksamer Betrachtung hat man den Eindruck einer lebhaften Geißelbewegung, und von Zeit zu Zeit sieht man auch eine kurze, sehr feine Geißel durchschimmern (Textfigur G, a). Spezielle Geißelfärbungen habe ich nicht angewandt.

Irgendwelche Verschiedenheiten bei der Ausbildung der Cysten oder in der Form, der Größe u. dgl. der Gameten konnten nicht festgestellt werden. Da das normale Platzen der Cysten sehr schwer abzupassen ist, habe ich ca. 60 Cysten in ein Uhrschälchen abgesondert und weiter beobachtet. Auch hier konnte ich den Vorgang des normalen Platzens nicht wahrnehmen. Um nun die Rolle der reproduktiven Körper festzustellen, habe ich möglichst reife, fertig ausgebildete Cysten, mit scharf umgrenzten reproduktiven Körpern

abgesondert, je zwei ganz nah unter ein Deckgläschen gebracht und zerdrückt. Bei genügend reifen Cysten kamen die ausgetretenen reproduktiven Körper sehr bald in Bewegung. In drei solchen gut geglückten Versuchen konnte ich beobachten, wie sich die Mehrzahl der reproduktiven Körper zu je zwei zusammenlegten, um nach ca. 10—15 Minuten vollständig miteinander zu verschmelzen (Textfigur G, a—e). Dabei kamen die Gameten zuerst ganz dicht nebeneinander (b), die zitternde Bewegung verlangsamte sich und hörte schließlich ganz auf. Allmählich, nach ca. 5 Minuten, nahm der Körper infolge der begonnenen Verschmelzung eine Biskuitform an (c), die Kerne blieben aber noch getrennt. Bei weiterem Verschmelzen wurde der Plasmakörper oval (d), um sich nach ca. 15 Minuten die neu entstandene Copula vollkommen abzurunden (e). In dieser letzteren sah man nur noch einen einheitlichen Kern, ohne daß sich bei der Kleinheit des Objektes der Prozeß der Kernverschmelzung näher verfolgen ließ. Von diesen Beobachtungen kann man entnehmen, daß die in den Cysten sich ausbildenden reproduktiven Körper Gameten und zwar Isogameten sind. Das weitere Schicksal und das Auswachsen der Copula habe ich am Leben nicht verfolgen können. Wahrscheinlich macht die Copula ein Amöbenstadium durch, da ich in meinen Uhrschälchenkulturen, wo ca. 7 Cysten normal geplatzt waren, mehrere kleine Amöbchen gesehen habe, ohne aber ihren Ursprung genau angeben zu können. Diese Amöbchen habe ich im Uhrschälchen nicht gut kultivieren und deshalb auch ihre weitere Ausbildung nicht verfolgen können. In den Massenkulturen waren typische, kleine mit Schalen versehene *Euglypha alveolata* vorhanden, welche eine Länge von ca. 40 resp. 50 μ und eine Breite von ca. 20 resp. 30 μ aufwiesen. Von diesen kleinen Euglyphen könnte man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß sie ihren Ursprung einem früheren Amöbenstadium verdanken. Kleinere als die oben erwähnten beschalten Exemplare von *Euglypha alveolata* habe ich nicht finden können.

Fig. G.

Auf diese Weise habe ich am lebenden Material, wenn auch mit einigen Lücken, besonders in der metagamen Entwicklung, die Ausbildung und das Schicksal der Euglyphen-Cysten verfolgen können. Es war nun interessant festzustellen, welche feinere Vorgänge der Kern, wie auch das Plasma bei all diesen Prozessen durchmachen und auf welche Weise die Ausbildung der Gameten bzw. deren Kerne vor sich geht. Zu diesem Zwecke habe ich ca. 100 Euglyphen in verschiedensten Stadien der Cystenbildung ausgesucht, mit Pikrinessigsäure fixiert und einzeln mit Boraxkarmin gefärbt. Im Laufe von ca. 2 Wochen (Mitte Mai bis Anfang Juni) legte ich außerdem jeden Tag je eine Probe vom Massenmaterial in Pikrinessigsäure und in Schaudinn'scher Flüssigkeit an. Bessere Resultate gab mir die letzte Fixierungsflüssigkeit. Das so fixierte Material färbte ich dann im ganzen mit Boraxkarmin und untersuchte es später in Nelkenöl. Diese Färbung gab mir sehr deutliche Präparate. Mit dem Eisenhämatoxylin nach Heidenhain erzielte ich keine schöne Färbung, da das Vorhandensein der inneren Schale die gute Differenzierung erschwerte: es konnte die in die innere Schale eingedrungene Farbe nicht genügend gut ausgezogen und entfernt werden. Hier lasse ich die Beschreibung der verschiedenen Stadien folgen.

Das Plasma der normalen, ausgewachsenen *Euglypha alveolata* ist in der mittleren und unteren Partie des Körpers fein granuliert, ohne chromatische Einschlüsse. In seiner unteren Partie liegt ein großer bläschenförmiger Kern mit einer deutlich ausgebildeten Membran. Der Kern ist von einem sehr feinmaschigen Lininnetz durchsetzt, auf dem überall kleine Chromatinkörnchen dicht aufgelagert sind, welchem Umstand die starke Färbbarkeit des Kernes zuzuschreiben ist. Nur selten sieht man im Kern einige Chromatinkörnchen zusammenfließen und eine Art kleine Nucleolen bilden. (In der Fig. 1 sind solche nicht vorhanden.)

Als Vorbereitungsstadium für die nachfolgenden Encystierungsprozesse kann man die allmähliche Chromatinbereicherung des Plasmas ansehen. Dicht dem Kern anliegend (Fig. 2, 3) sieht man eine Chromidienschicht auftreten. Dieselbe besteht aus sehr feinen Chromatinkörnchen, welche so dicht aneinandergedrängt sind, daß sie an manchen Stellen einen kompakt erscheinenden Belag bilden. Außerdem ist das Plasma um das Chromidium intensiv rot gefärbt, als ob in demselben reiche Mengen chromatischer Substanz diffus verstreut sind. Die Chromidienbildung geht weiter vor sich und es kommen auf diese Weise Stadien zustande, wie das in Fig. 4 abgebildete, wo der ganze Kern von einer dichten Chromidial-, mit

Boraxkarmin sich stark rot färbenden Hülle umgeben wird. In allen diesen Stadien bleibt aber noch das Chromidium in engem Zusammenhang mit dem Kern, nur daß es breite lappige Fortsätze ins Plasma sendet. Während der Dauer dieser ersten Chromidienbildungsprozesse bewahrt der Kern noch seine starke Chromaticität; in demselben sieht man jetzt öfters auch nucleolenartige, unregelmäßig konturierte Gebilde auftreten (Fig. 2, 3, 4; in den Fig. 2 u. 3 ist der Kerninhalt durch die Fixierung etwas geschrumpft). Gleichzeitig mit dem Auftreten der Chromidien zeigen sich, ebenfalls in der Umgebung des Kernes, die ersten Reserveskelettschuppen. Dieselben sind anfangs sehr zart und wenig an Zahl (Fig. 3), nehmen aber mit der Zeit an Volumen und Menge zu; sie ordnen sich in einigen Reihen seitlich um den Kern an (Fig. 4), so daß das Plasma oberhalb und unterhalb vom Kern frei von denselben bleibt. (Über die Bildungsweise und die Natur der Schuppen siehe bei RHUMBLER, AWERINZEW u. a.)

Nach diesem Stadium zieht sich das Plasma, indem es vorerst an der Schalenöffnung einen hyalinen, durchsichtigen diaphragmaartigen Verschluß läßt, zusammen und zwar so, daß die obere Partie der Schale frei vom Plasma bleibt. Durch das Zusammenziehen nimmt das Plasma ein dichteres Aussehen an und wird feinvacuoliger. Nach der Schalenöffnung zu bleibt eine Zone dichteres, durchsichtigeres, Protoplasma übrig, welches frei von irgendwelchen Einschlüssen ist. Waren bis zu diesem Stadium im Plasma hier und da Nahrungskörper (Trachelomonasschalen und unbestimmbarer Detritus) vorhanden, so werden vor der Ausbildung des Diaphragmas alle fremden Partikelchen nach außen befördert, so daß dieselben vielfach dicht über das Diaphragma zu liegen kommen. Ausnahmsweise begegnet man im Plasma, und dies nur in den ersten Stadien nach der Bildung des Diaphragmas, Nahrungsresten, und zwar liegen dieselben in der der Schalenöffnung zugewandten durchsichtigen Plasmazone (Fig. 6).

Mit dem Beginn der Zusammenziehung des Plasmas fängt das um den Kern angehäufte Chromidium an sich ins Plasma auszubreiten und es entsteht auf diese Weise ein grobes Chromidialnetz (Fig. 5, 6). Um den Kern sind die Chromidien dichter angehäuft und außerdem zeigt daselbst das Protoplasma eine diffuse rötliche Färbung. In dem Stadium merkt man schon, daß die Skelettschuppen eine mehr periphere Anordnung im Plasma angenommen und sich in eine breitere Zone verteilt haben (Fig. 5). Nach diesem Stadium zieht das Plasma sich noch stärker zusammen, hebt sich von der Schale allseitig ab und nimmt die Form eines Ovoids an, dessen zugespitzteres Ende

nach der Schalenöffnung zugewendet ist (Fig. 6). Gleichzeitig damit fangen die Skelettschuppen sich um den Plasmakörper regelmäßig anzuordnen an (Fig. 6), bis sie schließlich das ganze Plasma von allen Seiten umhüllen, so daß dasselbe in einer zweiten Schale dicht eingeschlossen wird.

In diesem Stadium merkt man, daß der Chromidienbildungsprozeß sehr intensiv vor sich geht. Der Kern wird von einer Chromidialhülle ganz überdeckt. Die Chromidien stehen in so engem Zusammenhang mit dem Kern, daß an manchen Stellen seine Membran undeutlich erscheint (Fig. 7). Ganze Chromidialbrocken lösen sich vom Kern ab (Fig. 7, 8), kommen ins Plasma zu liegen, um sich von hier aus in die benachbarten Plasmabezirke allmählich auszubreiten. Die Chromidienverteilung schreitet weiter fort, so daß schließlich das ganze Protoplasma von strangförmig verlaufenden und sich netzartig durchkreuzenden Chromidialsträngen durchsetzt wird; nur an den Knotenpunkten bleiben stärkere Chromidialansammlungen erhalten (Fig. 9). Da aber die Zusammenziehung des Plasmas immer weiter fortschreitet, so fängt dasselbe an sich von der inneren Schale abzulösen, und zwar geschieht auch hier die Ablösung zuerst am vorderen spitzen Pol (Fig. 10, 11), um sich nachträglich über die ganze Plasmafläche auszubreiten, so daß sich der Plasmakörper allmählich verkleinert und als ein Ovoid frei in der inneren Schale zu liegen kommt. Während der ganzen Dauer dieser Stadien sieht man die Chromidienbildungsprozesse ungeschwächt fortschreiten, so daß der Kern immer von einer dichten Chromidialschicht umlagert wird (Fig. 10, 12, 13). Die Chromidien breiten sich fortwährend ins Plasma aus, und dasselbe wird immer chromatinreicher. Auch hier kann man ganze, vom Kern abgelöste Chromatinschollen sehen (Fig. 11, 12), die sich dann allmählich weiter ins Plasma verteilen. Infolge der Zusammenziehung des Plasmas wird dasselbe immer feinvacuoliger, gleichzeitig damit wird auch das Chromidialnetz feiner und zierlicher (Fig. 12, 13).[1]) Der Kern zeigt immer noch eine starke Chromaticität Die Chromatinkörnchen sind in demselben sehr stark nebeneinander gedrängt und bilden durch ihr öfteres Verschmelzen ziemlich zahlreiche, unregelmäßig konturierte und verschieden große nucleolenartige Gebilde. Schon in diesem Stadium sieht man um den Plasmakörper eine sehr feine, durchsichtige Membran auftreten

[1]) Außer den sichtbaren Chromidialkörnchen scheint es, daß sich ein Teil vom Chromidium diffus überall im Plasma und dessen Vacuolen verteilt hat, da dasselbe eine intensiv rote Färbung aufweist.

(Fig. 13). Dieselbe wird deutlicher erst, nachdem durch eine noch weitere Zusammenziehung des Plasmas dieses letztere eine vollständige Kugelform annimmt (Fig. 14, 15). In diesem, wie auch in allen folgenden Stadien, bis zum Platzen der Cystenmembran, sieht man die Cyste an den hyalinen Strang frei in der inneren Schale aufgehängt. Das Aufhängeband wird noch beim Beginn der Zusammenziehung des Plasmas (nach der Ausbildung der inneren Cystenschale) aus einer am vorderen Plasmateil chromidienfrei bleibende Plasmapartie gebildet, infolgedessen färbt sich das Band gar nicht und im Nelkenöl untersucht ist es nur bei starker Blendung des Gesichtsfeldes wahrzunehmen. Während der Ausbildung der Cystenmembran bleibt noch das Aufhängeband einige Zeit mit dem Plasma verbunden und erst nachträglich wird es vom Plasma abgetrennt, indem sich die Cystenmembran auch zwischen ihm und das Plasma einschiebt. Bei der weiteren Ausbildung der Cyste (Fig. 15, 16, 17, 18) bekommt dann die Membran die schon erwähnten punktförmigen Verzierungen, welche sich durch das Boraxkarmin rot färben und als kleine rote Punkte erscheinen. Interessanter als diese Prozesse sind aber diejenigen, welche sich im Innern der Cyste selbst abspielen.

Mit dem Beginn der Ausbildung der Cystenmembran kommen allmählich die Chromidienbildungsprozesse zum Stillstand. Zwar sieht man auch jetzt (hauptsächlich in den ersten Stadien nach der Membranbildung) vielfach den Kern von einer Chromidialhülle umgeben, doch ist dieselbe viel schmächtiger als dies in den vorhergehenden Stadien der Fall war (Fig. 15, 16); mit der Zeit verteilen sich die Chromidien vollständig über das Chromidialnetz, so daß der Kern nur von einem dunkler gefärbten Hof umgeben bleibt (Fig. 17). Gleichzeitig mit dem eintretenden Nachlassen in den Chromidienbildungsprozessen wird auch der Kern lichter. Gleich nach der Membranbildung färbt auch er sich noch ziemlich stark und in seinem Innern sind noch meist kleine nucleolenartige Gebilde vorhanden (Fig. 15, 16), bald darauf aber nimmt der Kern die Chromatinfarben nur sehr schwach an und erscheint in den Präparaten als ein schwach rosa gefärbter bläschenförmiger Raum. Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen Umsetzungen im Chromidialnetze einher. Zuerst merkt man, daß sich durch Zusammenziehung des Chromatins, an den Knotenpunkten des Chromidialnetzes Chromidialansammlungen bilden (Fig 14), die sich im Laufe der Zeit immer vermehren (Fig. 15, 16, 17). Anfangs sind dieselben noch unregelmäßig, eckig, locker gebaut und deshalb von noch ziemlich ansehnlicher Größe (Fig. 14, 15.) Allmählich aber geht die Konden-

sierung des Chromatins weiter vor sich (Fig 16), so daß jetzt die Knotenpunkte des Chromidialnetzes überall von solchen kompakten Chromidialansammlungen eingenommen werden; gleichzeitig damit werden die die einzelnen Chromidialknoten verbindenden Chromidialstränge immer feiner und chromidienärmer (Fig. 16). In einem vorgerückteren Stadium wird das Chromatin fast vollständig aus den Chromidialsträngen eingezogen, so daß die Chromidialknötchen fast ganz voneinander getrennt und nur noch mit feinen kurzen Chromatinausläufern versehen bleiben (Fig. 17). Beim weiteren Fortschreiten dieses Prozesses werden dann auch diese chromatischen Ausläufer eingezogen, so daß jetzt an Stelle des früheren Chromidialnetzes die aus ihm entstandenen kleinen Chromatinzentren vorhanden sind. Bei dieser Chromatinkondensation werden die im Plasma vorhandenen Chromidialmassen so völlig eingezogen, daß das Plasma jetzt die Boraxkarminfarbe nicht bindet und farblos erscheint. In diesem Stadium verliert auch der Kern seine letzten Chromatinspuren und wird von einer granuliert erscheinenden Substanz erfüllt; er behält aber noch seine Konturen und bildet im Zentrum der Cyste eine lichte Stelle, welche frei von den kleinen Chromatinkondensationsmassen ist. Die Kernmembran ist während dieser Stadien sehr dünn und etwas geschrumpft geworden, bleibt aber noch sichtbar (Fig. 18).

Die so gebildeten neuen Chromatinzentren sind Sekundärkerne, wie aus ihrem späteren Schicksal zu ersehen ist, denn bald darauf grenzt sich um jeden der Sekundärkerne eine Schicht vom Protoplasma ab und es entstehen auf die Weise zahlreiche runde, kleine Gameten. Der Plasmakörper dieser letzteren ist ohne irgendwelche Einschlüsse. Um jeden Sekundärkern wird dann ein sehr schmaler lichter Hof gebildet, der aller Wahrscheinlichkeit nach von einer sehr dünnen Membran umgeben wird; doch ist dieselbe nicht deutlich zu sehen. Die ausgebildeten Gameten füllen fast den ganzen Cysteninhalt aus, indem nur der dem früheren Kern entsprechende Platz frei bleibt; ein differenzierter Primärkern ist nicht mehr zu sehen (Fig. 19). Mit der Zeit aber, wenn wahrscheinlich die Cyste reif zum Platzen ist, nehmen die Gameten auch diesen freien Platz ein und werden auf diese Weise lockerer und unregelmäßiger angeordnet (Fig. 20). In diesem Stadium ziehen sich zwischen den einzelnen Gameten feine Plasmastränge hin und außerdem sieht man einen größeren vollständig farblosen Plasmakörper liegen (Fig. 20, 21). Die Cystenmembran zeigt hier und da Einsenkungen an ihrer Oberfläche; schließlich platzt sie an irgendeiner Stelle und die Gameten treten in die innere Schale aus. (In den Fig. 19, 20, 21 und 25

sind die Gameten ohne Geißeln eingezeichnet, da dieselben bei der Boraxkarminfärbung nicht zu sehen waren). Das weitere Schicksal der Gameten haben wir schon geschildert.

Neben diesem weit verbreiteten Modus der Gametenbildung kommt noch eine andere ebenfalls umschriebene Gametenbildungsart vor. Der Unterschied besteht in der Chromatinverteilung und zwar tritt derselbe erst nach der Ausbildung der Cystenmembran ein. Es ist zu bemerken, daß bei solchen Tieren der Kern sehr stark chromatisch ist. Die Chromatinkörnchen liegen so dicht aneinander gedrängt, daß der Kern vom ersten Blick an den Eindruck einer einheitlichen chromatischen Masse macht (Fig. 22). Dieser Zustand kommt wohl teilweise auch infolge einer eintretenden Zusammenziehung des Kernes selbt zustande, da in allen diesen Stadien der Kern bedeutend kleiner als bei den entsprechenden Stadien bei dem vorherbeschriebenen Entwicklungsprozeß ist (Fig. 22, 23). Außerdem sieht man, daß eine Chromidialschicht dem Kern dicht anliegt, von welcher breite Ausläufer ausgehen, und da die Kernmembran nur sehr undeutlich wahrzunehmen ist, so macht der Kern in solchen Stadien den Eindruck eines „geflammten Kernes", wie er bei den Gregarinen beschrieben worden ist. Das im Plasma ausgebreitete Chromidialnetz macht auch in diesen Fällen die charakteristischen, oben beschriebenen Umwandlungen durch, welche zur Ausbildung der Sekundärkerne führen (Fig. 22, 23, 24); doch färben sich die hier entstandenen Sekundärkerne etwas blasser, da nicht die ganze Chromatinmenge bei der Ausbildung derselben verbraucht wird, sondern es bleibt ein Teil des Chromatins in Form von einem intensiv rot gefärbten kompakten Klümpchen übrig. Dasselbe wird von einer sehr dünnen Membran umgeben. Diesem Stadium folgt auf die schon beschriebene Weise die Ausbildung der Gameten, welch letztere nach dem Platzen der Cystenmembran in die innere Schale austreten (Fig. 25). Zwischen den einzelnen Gameten sind auch hier spärliche Plasmareste vorhanden; die unverbrauchte Chromatinmasse bleibt jetzt in Form von einem unregelmäßig konturierten Körper im Schaleninnern liegen. In dem Stadium (Fig. 25) ist außerdem noch ein Auseinanderrücken der Skelettschuppen am vorderen Schalenpol wahrzunehmen, welches den Anfang von der Bildung einer Durchtrittsöffnung für die Gameten darstellt.

Was für eine Bedeutung nun diese zwei so sehr verschiedene Gametenbildungsmodi haben, kann ich nicht genau angeben. Zwar könnte man den verschiedenen Chromatingehalt der Gameten im

Sinne einer beginnenden geschlechtlichen Differenzierung (Anisogametenbildung) auffassen, doch dieser Auslegung scheint das viel seltenere Vorkommen des zweiten Gametenbildungsmodus, wie ich mich durch viele Beobachtungen überzeugen konnte, zu widersprechen.

Degenerationsprozesse.

In allen Stadien von der Entwicklung der Cyste sind auch Degenerationsprozesse zu beobachten. Verhältnismäßig oft trifft man degenerierende Tiere nach dem Stadium der Ausbildung der inneren Schale und zwar kommen die Degenerationen sowohl hier vor, wie auch nach der Ausbildung der Cystenmembran. Da in allen diesen Fällen die Prozesse analog verlaufen, werde ich mich begnügen dieselben an einem Beispiel näher zu schildern.

Das Protoplasma der degenerierenden Tiere (Textfig. H) ist voll von Chromatinbrocken, welche in der Umgebung des Kernes am größten sind. Dort liegen dieselben so dicht an der Kernperipherie angeschmiegt, daß von der Kernmembran nichts zu sehen ist. Diese Chromidialbrocken zeigen nach der Peripherie des Plasmakörpers hin undeutliche, zerflossene Konturen, was auf eine allmähliche Umbildung der Chromidien hindeutet. Diese im Plasma liegenden Chromidien färben sich nicht mehr wie echtes Chromatin, sondern weisen eine geblich-braune Farbe auf: sie sind in Pigmentmassen umgewandelt worden. Genau dieselbe Färbung zeigen auch die kleinen Chromatinreste, welche im Kern noch erhalten geblieben sind. Die Menge derselben ist je nach dem Degenerationszustand eine verschiedene, so daß die Tiere in fortgeschrittenen Stadien der Degeneration einen fast chromatinlosen Kern besitzen. Mit der Zeit fallen solche Tiere einer vollständigen Desaggregation anheim. Diese durch die Degeneration von Chromidien eingeleiteten Pigmentbildungsprozesse erinnern lebhaft an die ähnlichen Beobachtungen Hertwig's, Howard's an *Actinosphaerium eichhorni* und die Prandtl's an *Amoeba proteus*.

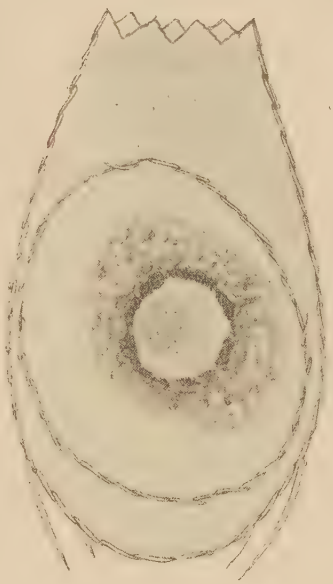


Fig. H.

Die von Degeneration befallenen Tiere kommen in ihrer Entwicklung niemals bis zur Gametenbildung; sie überschreiten gewöhnlich nie das Stadium der Sekundärkernbildung.

Einige Stadien von der Cystenbildung von *Euglypha* sind auch von früheren Autoren beobachtet und abgebildet worden. So z. B. verdanken wir HERTWIG und LESSER die Kenntnis der fertig ausgebildeten Cyste; sie haben das Diaphragma, die innere Cystenschale, die Cystenmembran mit ihren Verzierungen, das Aufhängeband und den hellen dem Kern entsprechenden Raum im Zentrum des Plasmas beschrieben. Die fertig ausgebildeten Cysten sind auch von anderen Forschern gesehen worden, so von CARTER, LEIDY, PENARD, AWERINZEW u. a., ohne aber dadurch unsere Kenntnisse über die Bedeutung dieser Cysten sich irgendwie vertieft zu haben. So betrachtet AWERINZEW dieselben als Schutzcysten. Es liegen außerdem noch einige vereinzelt stehende Beobachtungen vor, auf die ich nicht einzugehen brauche, da dieselben nichts Wesentliches bringen.

Die hier beschriebenen Prozesse von der geschlechtlichen Vermehrung von *Euglypha alveolata* bilden, wie man aus den Beobachtungen früherer Autoren entnehmen könnte, nur ein Glied aus dem Entwicklungscyclus dieser Monothalamie, denn außer der Fortpflanzung durch Zweiteilung, welche von GRUBER, besonders eingehend aber von SCHEWIAKOFF beschrieben worden ist, sind bei *Euglypha* auch Andeutungen von anderen Fortpflanzungsmodi bekannt geworden.

So ist von CARTER, besonders aber von BLOCHMANN ein Conjugationsvorgang angegeben. Doch es zeigte sich später (BÜTSCHLI, AWERINZEW), daß diese als Conjugation beschriebenen Vorgänge nur Plasmogamien oder aber Teilungsstadien (VERWORN) gewesen sind, was schon aus der Beschreibung von BLOCHMANN selbst zu entnehmen ist, da er bei den einzelnen Conjugationspaaren keine Kernveränderungen finden konnte: „Es zeigte sich dabei, daß in den meisten Fällen die Conjugation wieder gelöst wird, ohne daß irgendeine bemerkbare Veränderung an den Tieren vorgegangen ist.“ (Siehe darüber auch AWERINZEW: Die Rhizopoden des Süßwassers.)

Was die wirkliche Bedeutung dieser unzweifelhaft vorkommenden plasmogamischen Prozesse ist, bleibt vorerst unklar.

Bei *Euglypha* ist aber auch eine totale Verschmelzung zweier ausgewachsenen Individuen beschrieben und als ein Copulationsvorgang aufgefaßt worden. Dabei bleiben die verschmolzenen Individuen in einer der alten Schalen (PROWAZEK) oder aber es wird eine

neue, größere Schale gebildet (Blochmann, Awerinzew) .Awerinzew hat nach solch einer Verschmelzung Encystierung beobachten können, ohne aber dabei ein Diaphragma zum Verschluß der Schale ausgebildet zu werden (Unterschied von dem hier beschriebenen Encystierungsvorgang). Was für eine Bedeutung diesen Copulationsprozessen zukommt (greifen sie überhaupt normalerweise in den Entwicklungscyclus von *Euglypha?*), ist vorerst nicht sicher zu sagen, da genaue Angaben darüber fehlen.

Interessant ist noch die folgende Beobachtung Awerinzew's, welche vermutlich auf das Vorkommen einer schizogonen Vermehrung bei *Euglypha* hindeutet: „Beim weiteren Studium des Encystierungsprozesses bei *Nebela*, *Hyalosphenia*, *Trinema* und teilweise nur bei *Euglypha* kann man konstatieren, daß die Kerne (die Primärkerne, Anm. Popoff) allmählich undeutlich werden; gleichzeitig mit der Verminderung des Glycogens fängt die chromatische Substanz des Chromidiums sich an der Cystenperipherie an zu kondensieren, was zur Bildung einiger neuer Kerne führt (Taf. I Fig. 42, 43, 46, 35 u. 36 [die letztere bezieht sich auf *Euglypha*, Anm. Popoff], Taf IV Fig. 55). Später wird um jeden dieser Kerne eine Plasmaschicht abgesondert, indem in derselben die Glycogenkörnchen vollständig schwinden. Jeder von den so gebildeten Körpern wird dann von einer feinen Membran bedeckt. Die Zahl solcher Sporen kommt auf 10, 15 und sogar mehr in jeder Cyste. Was später aus den Sporen wird, weiß ich noch nicht, aber nach dem was ich in anderen ähnlichen Fällen beobachten konnte, bei welchen die membranlosen Sporen die Cyste als kleine Amöbchen verlassen, bin ich geneigt anzunehmen, daß auch hier nach dem Verlassen der sekundären Cystenmembran der Inhalt als kleine Amöbchen ausschwärmt" (Awerinzew: Die Rhizopoden des Süßwassers, p. 95—96, russisch). Weiteres über diese Prozesse wissen wir nicht.

Aus den hier erwähnten Beobachtungen kann man ersehen, daß im Leben von *Euglypha* außer der Zweiteilung und der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Gameten aller Wahrscheinlichkeit nach auch eine schizogone Vermehrung und vielleicht noch andere Fortpflanzungsweisen vorkommen, über die wir aber vorläufig nur sehr unvollkommen unterrichtet sind; das wenige, was wir noch darüber wissen, deutet schon darauf hin, daß der vollständige Entwicklungscyclus dieser Monothalamie ziemlich kompliziert sein wird.

Sofia, August 1911.

Literaturverzeichnis.

Awerinzew, S. (1906): Die Rhizopoden des Süßwassers. St. Petersburg 1906. (Russisch.)
Blochmann, F. (1888): Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13.
Bütschli, O. (1889): Protozoa. in: Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs Bd. 1.
Doflein, F. (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena.
Dujardin, Fel. (1841): Histoire nat. des Zoophytes infusoires. Paris.
Gruber, A. (1881): Der Teilungsvorgang bei Euglypha alveolata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.
Hartmann, M. (1907): Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
— (1909): Polyenergide Kerne. Biol. Centralbl. Bd. 29.
— (1910): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden (Trichonympha hertwigi n. sp.). Festschrift f. R. Hertwig Bd. 1.
Hartmann, M. u. Kisskalt, K. (1907): Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Jena.
Hertwig, R. (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Jena.
Hertwig, R. u. Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. Mikr. Anat. (Suppl.) Bd. 10.
Lang, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Liefg. II: Protozoa. Jena.
Leidy, J. (1879): Fresh-water Rhizopoda of North-America. Rep. of the Unit. Stat. Geol. Surv. of the Territ. Bd. 12.
Penard, E. (1890): Études sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève Bd. 31 No. 2.
— (1902): Faune Rhizopodique du bassin du Léman. Genève.
Popoff, M. (1911): Über den Entwicklungscyclus von Amoeba minuta n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.
Prandtl, H. (1907): Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
Prowazek, S. (1900): Protozoenstudien. II. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien Bd. 12
Rhumbler, L. (1891): Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. 1. Über Entstehung und sekundäres Wachstum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.
Schewiakoff, Wl. (1888): Über die caryokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13.
Swarczewsky, B. (1909): Zur Kenntnis der Allogromia ovoidea (Rhumbl.). Arch. f. Protistenk. Bd. 14.
Verworn, M. (1890): Biologische Protistenstudien. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 50.
Zuelzer, M. (1904): Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind nach Total-Boraxkarmin-Präparaten mit dem Abbeschen Zeichenapparat (Arbeitstischhöhe, normale Tubuslänge) gezeichnet, und zwar die Fig. 14, 18, 19 (Taf. 2) mit Comp. Oc. 8 (Zeiss), Ölimmersion $^1/_{12}$ (Reichert). alle übrigen mit Oc. 4, Ölimmersion $^1/_{12}$ (Reichert); Fig. 1—11, 17, 19, 22, 24 nach mit Schaudinn'schem Gemisch, Fig. 12—16, 18, 20, 21, 23, 25 nach mit Pikrinsäure fixierten Präparaten.

Tafel 1.

Die Tiere in den Stadien Fig. 1—4 sind kleiner als in den nachfolgenden Stadien. Doch sind die Größenunterschiede mit Übergängen verbunden, so z. B. findet man Tiere (Stadium Fig. 1—4), welche eine Größe von 78—79 μ (Länge) und 40 μ (Breite) aufweisen. (Vgl. die übrigen Größenangaben im Text.)

Fig. 1. Normal ausgewachsene *Euglypha*. Das Plasma frei von Einschlüssen.

Fig. 2. Beginn von Chromidienbildung.

Fig. 3 u. 4. Die Chromidienbildung fortgeschritten. Reserveskelettschuppen im Plasma. Am vorderen Teil des Körpers Nahrungsreste.

Fig. 5. Beginn der Encystierung. Das Diaphragma ausgebildet. Das Chromidium ins Plasma als Chromidialstränge verteilt.

Fig. 6. Am vorderen Teil des zusammengezogenen Plasmakörpers einige Nahrungsreste (Trachelomonasschalen, Detritus u. dgl.). Beginn von der Ausbildung der inneren Schale.

Fig. 7 u. 8. Intensive Chromidienbildung. Im Plasma ein weitmaschiges Chromidialnetz. Die Innenschale vollständig ausgebildet.

Fig. 9—11. Schön ausgebildetes Chromidialnetz. Anfangsprozeß der Plasmaabkugelung. Starke Chromidienbildung. Chromidialschollen im Plasma.

Tafel 2.

Fig. 12 u. 13. Der Plasmakörper von der inneren Schale abgelöst. Sehr feines Chromidialnetz. Der Kern noch chromatinreich,

Fig. 14. Der Plasmakörper vollständig abgekugelt, um denselben eine feine Membran ausgebildet. Beginn der Sekundärkernbildung: Auftreten von Kondensationspunkten im Chromidialnetz.

Fig. 15. Die Cyste an einem hyalinen Plasmaband aufgehängt. Fortschreiten der Sekundärkernbildung.

Fig. 16 u. 17. Die Oberfläche der Cystenmembran mit feinen Erhebungen verziert. Das Chromidialnetz fast vollständig in der Bildung der Sekundärkerne aufgebraucht. In Fig. 17 der Kern chromatinärmer geworden.

Fig. 18. Fertig ausgebildete Sekundärkerne. Das Plasma chromatinarm. Der Kern chromatinlos, sein Inhalt von einer gekörnelten farblosen Substanz eingenommen. Die Kernmembran undeutlich sichtbar.

Fig. 19. Ausgebildete Gameten. Die lichte Stelle im Zentrum der Cyste entspricht dem früheren Primärkern.

Fig. 20. Stadium vor dem Platzen der Cystenmembran. Die Gameten im ganzen Cystenraum verstreut. Plasmarestkörper.

Fig. 21. Die Cystenmembran geplatzt. Die Gameten in die innere Cystenschale ausgetreten. Plasmarestkörper.

Fig. 22—25. Zweiter Modus der Gametenbildung, charakterisiert durch den nicht vollständigen Verbrauch des Chromatins.

Fig. 22. Ausgebildete Cyste, noch vor dem Beginn der Sekundärkernbildung. Der Kern äußerst chromatinreich.

Fig. 23. Beginn der Sekundärkernbildung. Der Kern dicht von kleinen Chromatinkörnchen besetzt. Die Kernmembran undeutlich.

Fig. 24. Fertig ausgebildete Sekundärkerne. Im Zentrum der Cyste ein dichter Chromatinklumpen von unverbrauchtem Chromatin; um denselben eine feine Membran sichtbar.

Fig. 25. Fertig ausgebildete Gameten. Die Cystenmembran geplatzt. Ein großer unverbrauchter Chromatinklumpen. Desaggregation der inneren Schale.

Fig. 26. Ein Stück von der Cystenmembran in Flächenansicht. Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 27. Dasselbe in Profilansicht.

Fig. 26 u. 27. Vergrößerung Oc. 6, Imm. $^1/_{12}$.

Erklärung der Textfiguren.

Die Textfiguren A, D, E, F, H sind mit Oc. 4, Obj. $^1/_{12}$ (Reichert), die Figur B mit Oc. 6, Obj. 7, die Fig. C mit Oc. 6, Obj. $^1/_{12}$ Zeichenapparat, Arbeitstischhöhe gezeichnet. Die Fig. G ist frei gezeichnet. Bei den Figuren E, F, D ist die äußere Schale nur angedeutet. Die Textfiguren (ausgenommen die Fig. B, C, G) sind bei der Reproduktion um $^1/_3$ verkleinert worden.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben,

zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms.

Von

Hans Gläser.

(Hierzu Tafel 3—8 und 5 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 28
Spezieller Teil 30
1. Züchtung und Untersuchungstechnik 30
2. Biologie und Systematik 36
a) Bewegung 36
b) Abscheidung einer klebrigen Substanz an der Amöbenoberfläche 39
c) Zottenanhang 40
d) Schwebform. 40
e) Abkugelung während der Teilung 45
f) Zeit und Zeitdauer der Teilung 46
g) Einfluß des künstlichen Lichtes auf die Kernteilung 47
h) „Parasiten“ 48
i) Systematik 50
3. Beschreibung der einzelnen Arten und ihre Kern- und Körperteilung; Literatur 54
a) Amoeba verrucosa Ehrbg. 54
b) Amoeba tachypodia n. sp. 64
c) Amoeba lamellipodia n. sp. 76
d) Amoeba platypodia n. sp. 91
Allgemeiner Teil 97
1. Die Typen der Kernteilung bei Amöben 97

Seite
2. Centriolen, Kerndualismus, Centrosomen 98
a) Centriolen 98
b) Kerndualismus 117
c) Centrosomen 122
3. Amitose, Promitose, Mitose 128
4. Die Abkugelung der Amöben und die Mechanik der Zellteilung . . 130
Literaturverzeichnis 145
Tafelerklärung 149

Einleitung.

Im Februar dieses Jahres [1]) trat bei Versuchen, die ich anstellte, um *Amoeba proteus* auf Agar-Agar zu züchten, auf meinen Platten eine 20—30 μ große Amöbe auf, die sich stark vermehrte. Ich gab deshalb meinen ersten Plan einstweilen auf und wendete mich dem Studium der Kernteilung der kleinen Form zu. Im Laufe der Untersuchung stellte sich dann das Bedürfnis heraus, noch einige andere Amöben zum Vergleich heranzuziehen, da meine Resultate von denen, die Nägler (1909) erhielt, in wesentlichen Punkten abwichen.

Es gelang mir, von vier Amöben die Kernteilung von Anfang bis Ende zu verfolgen. Die vier Arten wiesen nicht allein in ihrer Größe beträchtliche Unterschiede auf, sondern auch ihre Kernteilung war so verschieden, wie man es nur wünschen konnte. Das stimmte mit den bisher bekannten Bildern von der Kernteilung der Amöben gut überein, die gleichfalls ziemlich große Differenzen zeigten.

Es war daher bis jetzt auch noch nicht gelungen, die einzelnen Modifikationen in irgendeinen Zusammenhang zu bringen oder gar auseinander abzuleiten. Das war mir infolge der günstigen Beschaffenheit meines Materials möglich. Außerdem konnte ich mir von der Entstehungsweise des Centrosoms eine Vorstellung bilden, die mich zwang, die Ansicht Bütschli's von der Kernnatur des Centrosoms mit der von R. Hertwig zu vereinigen, der in ihm abgespaltene achromatische Substanz erblickt.

Es haben sich damit die Erwartungen zum Teil erfüllt, die man auf das vertiefte Studium der Amöbencytologie gesetzt hat. Manches Neue wird bei weiterem Eindringen in das genannte Gebiet noch zutage kommen. Besonders von den geschlechtlichen Vorgängen bei Amöben haben wir noch Überraschungen zu erwarten.

[1]) 1910.

Beinahe abgeschlossene Untersuchungen über die Encystierung einer neuen Amöbe, speziell der Reduktionsvorgang, der außerordentlich an die Verhältnisse bei den Metazoen erinnert, machen mir das wahrscheinlich. Ich werde darüber demnächst an dieser Stelle berichten. Einstweilen sei nur angedeutet, daß der Kern ein Spirem- und Synapsisstadium durchläuft, und daß dann der Chromatinfaden in eine bestimmte Anzahl von Chromatinelementen zerlegt wird und zwar doppelt so viel, wie Chromosomen in die Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung eintreten. Es findet also vor dieser eine paarweise Vereinigung von Chromosomen statt, die der Chromosomenconjugation in den Geschlechtszellen der Metazoen entspricht.

Bei den vier auf ihre Kernteilung untersuchten Arten konnte ich keine geschlechtliche Fortpflanzung beobachten. Daran ist offenbar nur die Kürze der Zeit schuld, während der ich die Kulturen ständig beobachten konnte (4 Monate). Geschlechtliche Perioden scheinen im allgemeinen bei Amöben erst nach einer sehr starken agamen Vermehrung einzutreten. Eine Ausnahme macht bisher nur *Amoeba diploidea*, die nach Nägler's Angaben bei einer Temperatur von 26° C alle 2—3 Wochen copuliert.

Wenn man die Amöbenliteratur durchsieht, so stößt man immer wieder auf den Satz, daß Teilungsstadien nicht beobachtet wurden, obwohl die Kulturen sich ständig vermehrten. Besonders verwunderlich ist es, daß wir von Formen, auf die alljährlich so viele Augen gerichtet sind, wie z. B. *Amoeba proteus*, nur sehr wenig über die Zweiteilung wissen, von den meisten gar nichts. Es scheint bisher noch niemand auf den Gedanken gekommen zu sein, den Moment der Teilung einfach abzuwarten und dann im gewünschten Stadium das Tier zu fixieren. Diese Methode habe ich mit Erfolg für die *Amoeba verrucosa* angewendet und die dabei erhaltenen Resultate sollten zur Wiederholung an anderen Amöben anregen. Die kleinen Arten lassen sich in Massenkulturen züchten, so daß hier der Untersuchung viel weniger Schwierigkeiten erwachsen.

Die ganze Reihe der Kernveränderungen kennen wir bisher nur von sehr wenig Amöben. Abgesehen von der *Amoeba polypodia*, an der zum ersten Male überhaupt F. E. Schulze (1875) Kern- und Körperteilung bei Amöben beobachten konnte, sind das: *Amoeba crystalligera* (Schaudinn 1894), *Amoeba limax* (Vahlkampf 1905), *Amoeba diplomitotica* (Aragão 1909) und die von Nägler (1909) untersuchten Amöben, mit Ausnahme von *Amoeba horticola* und *Amoeba albida*, wie ich später nachweisen werde (vgl. S. 101 f.).

Dazu kommen im folgenden noch vier Arten: *Amoeba tachypodia* n. sp., *Amoeba verrucosa* Ehrbg., *Amoeba platypodia* n. sp. und *Amoeba lamellipodia* n. sp.

Dagegen kennen wir nur unvollkommen die Teilung von: *Amoeba binucleata* (Schaudinn 1895), *Amoeba proteus* (Awerinzew 1904, 1906), *Entamoeba buccalis* (Prowazek 1904, Leyden u. Löwenthal 1905), *Entamoeba muris* (Wenyon 1907), *Mastigella vitrea* (Goldschmidt 1907) *Amoeba vespertilio* (Doflein 1907), *Entamoeba ranarum* (Dobell 1909) und *Entamoeba blattae* (Janicki 1909).

Man sieht, unsere Kenntnisse von der Kernteilung der Amöben sind recht dürftig und der Arbeit gibt es noch genug. Vor allem ist das genaue Studium der Kernteilung bei den Vertretern der Gattung *Entamoeba* dringend nötig, die einzige Art, von der wir hier eine größere Anzahl von Stadien kennen, ist *Entamoeba blattae*, dank den Untersuchungen von Janicki (1909).

Bevor ich zur Schilderung meiner eigenen Befunde übergehe, sei es mir gestattet, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Richard Hertwig meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die reichen theoretischen und praktischen Anregungen, die ich von ihm empfing. Wenn ich meine Studien hier in München beendigen konnte, so war mir das hauptsächlich durch seine gütige Verwendung möglich. Großen Einfluß auf meinen Bildungsgang hat neben ihm Herr Prof. Dr. Goldschmidt ausgeübt, dem ebenfalls der schuldige Dank abgestattet sei. Endlich bin ich Herrn Prof. Dr. Doflein verpflichtet, der mir zwei Arbeiten, die mir sonst nicht zugänglich gewesen wären, in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte und mir außerdem einige Präparate von Amöben zu Vergleichszwecken lieh.

Spezieller Teil.

1. Züchtung und Untersuchungstechnik.

Die von Nägler (1909) ausschließlich angewandte Züchtung auf festen Nährböden habe ich später nur noch zur Anlage von Reinkulturen und als Reserve benutzt. Die *Amoeba verrucosa* ging auf meinen Nährböden überhaupt nicht an, ebenso mißglückten alle Versuche *Amoeba proteus* auf Agarplatten zur Fortpflanzung zu bringen. Ähnliche Erfahrungen hat schon Nägler gemacht; er konnte Formen

über 100 μ Größe nur dadurch einige Zeit am Leben erhalten, daß er eine dünne Schicht Wasser auf die Agarplatten goß. Wenn dieses aber schon stark verdunstet war, starben die Tiere immer ab. Ich glaube, daß man selbst bei ständiger Erneuerung des Wassers kaum Erfolge mit großen Tieren haben wird, da für sie wahrscheinlich die Bakteriennahrung nicht ausreicht.

Durch Zufall kam ich dann auf eine viel lohnendere Züchtungsmethode für die kleineren Amöben.

Auf einer alten Agarplatte war ein schöner großer Flagellat aufgetreten. Herr Dr. Aragão wollte eine Kultur davon anlegen und brachte einige Agarstückchen in ein Uhrschälchen, in dem er vorher etwas Hühnereiweiß mit Wasser gemischt hatte. Als ich bemerkte, daß sich darin auch die Amöben anscheinend gut entwickelten, legte ich auf gleiche Weise eine Reinkultur von Amöben an und sah mich durch den Erfolg reich belohnt.

Derartige Einweißkulturen sind nicht neu. In der zusammenfassenden Darstellung von Behla (1898) finden sich darüber folgende Sätze: „Balsamo Crivelli und Maggi kultivierten auf einem Nährboden von Eiweiß mit oder ohne Zusatz von 1 ‰ bis 1 % Carbolsäure eine Amöbe, welche sie als *Amoeba albuminis* bezeichneten. Diese Nährböden hat in neuerer Zeit Rina Monti wieder aufgenommen, indem sie sich einer Lösung von Eiweiß in destilliertem Wasser (2:1) oder von Eiweiß (2 T.) in durch 1 %ige Carbolsäure angesäuertem Wasser (1 T.) bei 14° C bediente. Sie züchtete ebenfalls *Amoeba albuminis* und empfahl diesen Nährboden auch für andere Amöben, z. B. *Amoeba vulgaris*.“ Mit Ausnahme von Zaubitzer (1901) scheint niemand ähnliche Versuche wiederholt zu haben; doch gibt er an, daß er auf Eiweiß (also ohne Zusatz von Wasser!) keine Entwicklung seiner Amöbe beobachten konnte. Ich selbst konnte gelegentlich feststellen, daß *Amoeba lamellipodia* auch in reinem Eiweiß gedieh, allerdings war die Flüssigkeit durch Bakterienentwicklung schon stark getrübt.

Am vorteilhaftesten gibt man in ein Uhrschälchen mit Leitungswasser von 6 cm Durchmesser 2—3 Tropfen Eiweiß. Dann überträgt man mit der ausgeglühten Platinöse ein Stück Agar in die Mischung und erhält bei Zimmertemperatur gewöhnlich schon nach 3 Tagen eine starke Amöbenkultur. Zur Anlage von Reinkulturen eignet sich diese Methode nicht. Hierzu sind nur die festen Nährböden zu gebrauchen (Agar-Agar!). Dagegen ist es leicht, eine mit diesen erhaltene Reinkultur rein weiterzuführen. Die Uhrschälchen werden in der üblichen Weise mit Vaseline abgedichtet. Auf Kosten

des Eiweißes findet bald eine starke Entwicklung der eingeführten Bakterien statt, die den Amöben als Nahrung dienen.

Die Vorteile gegenüber der Züchtung auf Agar-Agar sind folgende:

1. Die Amöben befinden sich in einem Medium, das ihrem natürlichen Aufenthaltsort sehr nahe kommt. Sie können sich wie dort in einer Kahmhaut ansiedeln.

2. Die einzelnen Tiere behindern sich nicht, wie sie es auf Agarplatten tun. Infolgedessen findet man überall Teilungsstadien, während man auf den festen Nährböden nur in der Peripherie der wachsenden Kultur auf eine stärkere Vermehrung rechnen kann.

3. Die Deckgläschen sind viel dichter mit Amöben besetzt; erhält man auf Abklatschpräparaten von Agarplatten Hunderte von Tieren, so sind es hier Tausende. Ja oft enthält ein Deckgläschen sämtliche Stadien der Teilung (so stammen z. B. die Zeichnungen für die *Amoeba tachypodia* mit Ausnahme von Fig. 37 alle von einem Deckglas 18×18 mm!).

4. Bei dieser Methode bleiben auch die Cysten, die bei Agarkulturen stets Schwierigkeiten machen, sämtlich am Deckglas kleben.

In vielen Fällen ist übrigens ein Zusatz von Eiweiß zum Wasser gar nicht nötig. So genügt es für die *Amoeba platypodia* schon, ein Stück mit Amöben besetzten Agars in ein Uhrschälchen mit Leitungswasser zu bringen. Nach etwa 8 Tagen ist dann der ganze Boden und die obere Schicht des Wassers dicht mit Amöben besetzt. Es empfiehlt sich, die Agarstückchen nicht größer als $^1/_2$ qcm zu nehmen, da sonst die Bakterien zu stark wuchern.

Die Erneuerung der Kulturen nach einigen Tagen kann sehr einfach in der Weise geschehen, daß man das Wasser abgießt und durch neues Eiweiß-Wasser ersetzt. Man braucht damit nicht ängstlich zu sein; die am Boden hinkriechenden Amöben sitzen so fest, daß nicht eine verloren geht.

Besser jedoch ist es, jedesmal auch die Uhrschälchen zu wechseln und mit Material aus der Kahmhaut der alten Kulturen zu impfen. Man beugt durch diese vollkommene Erneuerung allen Einwirkungen von Toxinen und schädlichen Stoffwechselendprodukten am wirksamsten vor.

Um Präparate anzufertigen, legt man Deckgläschen auf die Oberfläche des Wassers. Entfernt man sie nach einiger Zeit wieder, so bleibt die ganze Kahmheit mit den darin befindlichen Amöben haften. Nimmt man die Deckgläschen erst nach 2—3 Stunden ab, so befinden sich die Tiere fast alle in ihren typischen Bewegungs-

stadien. Dasselbe kann man bei kürzerem Belassen der Deckgläschen dadurch erreichen, daß man sie noch für einige Zeit in eine feuchte Kammer bringt.

Als Fixierungflüssigkeit habe ich hauptsächlich Schaudinn's Sublimatalkohol verwandt, der auf etwa 50—55° erhitzt wurde (konz. wäss. Sublimatlösung: absol. Alkohol = 2:1 dazu 0,25 Proz. Eisessig). Flemming'sche Flüssigkeit und Pikrinessigsäure gaben die gleichen Resultate.

Bei der Fixierung fällt stets auch das im anhaftenden Wasser befindliche Eiweiß mit aus und überzieht in dünner Schicht die Deckgläschen. Das schadet aber bei der späteren Färbung gar nichts. Einmal löst sich ein großer Teil selbständig wieder ab und dann kann man durch vorsichtiges Abspülen mit Leitungswasser die ganze Schicht entfernen. Die Amoeben haften am Deckglas und bleiben daher sämtlich erhalten. Das Abspülen ist nicht unbedingt nötig, es wird ja doch beim Differenzieren stets zuerst die Eiweißschicht entfärbt, ehe das Extrahieren der Amöben beginnt.

Nach dem Auswaschen wurden die Präparate in verschiedener Weise gefärbt. Die schärfsten Bilder gab Heidenhain's Eisenhämatoxylin und zwar habe ich nach 1—2stündiger Beize gewöhnlich über Nacht gefärbt. Nägler (1909) gibt 48 Stunden als günstigste Zeit an. Ich habe das nicht finden können, vielmehr machte es mir den Eindruck, als ob nach so langer Färbung sehr oft das Hämatoxylin „sitzen" blieb. Bei der Feinheit der Strukturen ist eine sehr sorgfältige Kontrolle der Differenzierung, (am besten mit einer Wasserimmersion) unbedingt erforderlich.[1])

Als Kontrollfärbung kamen in Anwendung Boraxkarmin, Delafield's Hämatoxylin, Hämalaun, Bordeauxrot und nach Fixierung mit Flemming'scher Flüssigkeit, Safranin oder Magenta in Verbindung mit Pikroindigokarmin. Mit der Flemming'schen Dreifachfärbung konnte ich keine guten Resultate erhalten; ebenso zeigt Mallory's Färbungsmethode nichts Neues. Dagegen erhält man bisweilen sehr schöne Bilder mit der von Giemsa neuerdings angegebenen Romanowsky-Färbung für feucht fixierte Präparate (Giemsa 1909, 1910);

[1]) Sätze wie der folgende sollten sich in einer sorgfältigen Arbeit nicht finden. S. 20 schreibt Nägler: „In Fig. 48 haben wir ein Stadium vor uns, das wie Fig. 28 bei der *A. froschi* wahrscheinlich überfärbt ist ..." Wenn der Verf. über so reichhaltiges Material verfügte, wie er selbst sagt, warum hat er sich dann nicht die Mühe gemacht, ein besser differenziertes Stadium zu suchen? Und nun gar gleich auf zwei derartige Mängel hinzuweisen! Daneben machen auch die Zeichnungen Nägler's einen recht flüchtigen Eindruck.

doch erfordert die Methode ziemlich große Übung, und eine derartig schöne differente Färbung von Binnenkörper und Außenchromatin, wie sie GIEMSA (1910) in seinen Abbildungen von *Limax*-Amöben gibt, ist mir nicht gelungen, da ich wegen Zeitmangels die Versuche abbrechen mußte. Die Färbung nach ROSENBUSCH (1909) gab die gleichen Resultate wie DELAFIELD's Hämatoxylin; jedenfalls stand sie der HEIDENHAIN'schen Methode bedeutend nach.

Plasmafärbungen mit Eosin, Lichtgrün, Orange-G. sind nach Tingierung mit Eisenhämatoxylin überflüssig, da das Plasma bei richtiger Differenzierung stets einen leicht graublauen Ton behält.

Die Züchtung der *Amoeba verrucosa* ist sehr einfach. Wenn für eine genügende Menge Pilzfäden oder Algen gesorgt ist, so braucht man nur alle 8—10 Tage einmal das Wasser in den Uhrschälchen zu wechseln. Reinkulturen sind hier nicht nötig und wohl auch schwer möglich. Mit den Algen kommen immer einige Rotatorien und Infusorien in die Kultur und außerdem siedeln sich nach und nach verschiedene Bakterien an. Einem Überhandnehmen der letzteren beugen die Rotatorien und Infusorien und nicht zuletzt die recht gefräßigen Amöben selbst vor.

Da bei der *Amoeba verrucosa* alle Versuche, mit Massenkonservierung die Teilungsstadien zu erhalten, mißglückten, so mußte ich hier eine besondere Methode anwenden.

Nachdem ich gefunden hatte, daß die Teilung stets in den Stunden zwischen 6 und 9 Uhr abends vor sich ging, beobachtete ich unterm Mikroskop den Eintritt des Vorgangs und fixierte die Tiere im gewünschten Stadium, was sich am lebenden Objekt leicht feststellen ließ. Ich legte hierzu am Vormittag 10 feuchte Kammern an, die in den kritischen Abendstunden von 5 zu 5 Minuten kontrolliert wurden. Das Verfahren vereinfacht sich bei der *Amoeba verrucosa* sehr, da man stets mehrere Exemplare mit den Algenfäden, auf denen sie sitzen und die ihnen als Nahrung dienen, in den feuchten Kammern halten kann. Zur Verwendung kamen die gebräuchlichen ausgehöhlten Objektträger; die Deckgläschen wurden mit Vaseline luftdicht abgeschlossen.

Die späteren Teilungsstadien sind auf diese Weise leicht zu erhalten, besonders wenn man einmal das charakteristische Aussehen der Amöben erkannt hat. Die Anfangsstadien dagegen bekommt man nur durch ständige angestrengte Beobachtung weniger Tiere in einer feuchten Kammer. Sie haben mich auch die meiste Zeit gekostet.

Nach einigen vergeblichen Versuchen, mit Sublimatalkohol zu fixieren, wobei die Amöben nie am Deckglas kleben wollten, kam ich zur Pikrinessigsäure zurück, die ausgezeichnete Resultate ergab. Wenn die Tiere ausnahmsweise nicht schon in der Pikrinessigsäure klebten, so gelang das doch stets nach ihrer Entfernung im 70 proz. Alkohol. Nur muß man die Fixierungsflüssigkeit vorher möglichst absaugen, so daß die Amöben eben noch von ihr bedeckt sind. Tropft man dann senkrecht von oben aus geringer Entfernung den Alkohol zu, so wird die Pikrinessigsäure durch den sich ausbreitenden Tropfen nach allen Seiten verdrängt, die Tiere kleben fest und die Präparate können wie Ausstriche weiter behandelt werden. Immerhin möchte ich bemerken, daß wegen der starken Pellicula die *Amoeba verrucosa* viel schlechter zum Ankleben zu bringen ist als beispielsweise *Amoeba proteus.*[1]) Da aber im vorliegenden Falle die Tiere stets in einem Algenfilz saßen, so wurden sie mit diesem zugleich angeklebt, und hierzu erwiesen sich die Algen ebenso geeignet wie nackte Protoplasten.

Der größte Teil der Präparate wurde mit Boraxkarmin gefärbt, das bei guter Differenzierung sehr scharfe Bilder gab. Daneben kamen noch Delafield's Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain in Anwendung. Auf Unterschiede, die sich hierbei ergaben, gehe ich bei Schilderung der Präparate ein.

Einige Teilungsstadien wurden auch auf 5 μ-Schnitten untersucht. Der flach ausgebreitete Algenfilz läßt sich mit Nadeln als Ganzes vom Deckglas loslösen und erleichtert beim Schneiden das Orientieren, da die Teilungsachse der Amöben stets parallel zur Unterlage liegt.

Ich glaube, daß es in der für die *Amoeba verrucosa* angegebenen Weise auch für die *Amoeba proteus* möglich sein wird, den ganzen Teilungsverlauf zu ermitteln, damit endlich einmal diese typische Amöbe uns etwas näher gerückt wird. Nur wird man hier einen günstigen Augenblick abwarten müssen, da es mir scheint, als ob bei ihr Perioden starker Vermehrung mit solchen von nur gelegentlichen Teilungen abwechselten. Wenigstens habe ich in wochenlanger Kultur keine merkliche Zunahme feststellen können. Doch kann es sich in diesem Falle auch um anormales Material gehandelt haben, da die Tiere aus Zuchtgläsern des Instituts stammten. Es ist sicher empfehlenswert, zur Untersuchung frisch gefangene Amöben zu verwenden.

---

[1]) Bei *Amoeba terricola* ist mir das Ankleben überhaupt nicht geglückt.

Endlich möchte ich noch bemerken, daß die Eiweiß-Wasser-Kultur sich sehr gut für Flagellaten verwenden läßt, die man ja ebenfalls zunächst auf Agar rein züchten kann. Die Tiere setzen sich sehr zahlreich an den Deckgläschen fest, wie ich aus eigenen Versuchen weiß. Hier vor allem ist die ungehinderte Bewegungsfreiheit, die das Wasser ermöglicht, von Vorteil, indem sie den Tieren Gelegenheit zur Copulation gibt. Berliner (1909) gibt an, daß auf Agar-Agar „in den weitaus meisten Fällen eine Copulation unmöglich gemacht" sei. Auf die beschränkte Bewegungsmöglichkeit führt er es auch zurück, und wohl mit Recht, daß seine Kulturen nach 6 Monaten ausstarben.

Starke Vermehrung zeigten auch Colpidien, die man sehr leicht in Eiweiß-Wasser rein züchten kann.

Ich glaube, daß diese Methode demnach eine Zukunft hat. Für große Amöben eignet sie sich nicht, wie ich an *Amoeba verrucosa* feststellen konnte. Das scheint die auf S. 31 ausgesprochene Vermutung zu bestätigen, daß hier Bakteriennahrung nicht ausreicht. Ebenso versagte sie bei einer zweikernigen Amöbe mit starker Pellicula, die vielleicht mit *Amoeba diploidea* identisch war. Freilich war diese Form überhaupt nicht im Wasser zu züchten! Jedesmal, wenn ich ein Stück Agar mit Amöben in Leitungswasser oder auch in abgestandenes, sogenanntes weiches Wasser brachte, bedeckte sich zwar der Boden des Uhrschälchens in den nächsten Tagen mit zahlreichen Amöben, aber nach und nach wurden sie kleiner und starben; anscheinend handelte es sich um ein regelrechtes Verhungern.

2. Biologie und Systematik.

Unter dieser Überschrift möchte ich eine größere Anzahl von Beobachtungen und Ansichten zusammenfassen, die sich nicht gut an anderer Stelle unterbringen ließen, aber doch einer Besprechung wert sind. Die einzelnen Punkte machen zum Teil auf Vollständigkeit keinen Anspruch, da das Ziel meiner Arbeit ja in anderer Richtung lag. Sie sollen nur die Anregung zu Untersuchungen auf breiterer Grundlage geben.

a) Bewegung.

Man unterscheidet mit Rhumbler (1898) bei Amöben allgemein eine fließende und eine rollende Bewegung. Die zweite Art kommt nur Formen mit zähflüssigem Ectoplasma bzw. mit einer Pellicula zu.

Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß die fließende Bewegung nicht nur für alle Amöben zutrifft, sondern daß sie überhaupt die einzige Bewegungsform ist. Die sogenannte rollende Bewegung findet sich nur ganz vorübergehend und bezweckt keine Ortsveränderung.[1])

Ist z. B. eine *Amoeba verrucosa* von der Unterlage, auf der sie hinkroch, losgelöst worden, dann nimmt sie die Form an, die man in allen Lehrbüchern von ihr findet: sie kugelt sich ab und erhält infolge der Oberflächenverminderung ein schrumpliges Aussehen. In diesem Zustand kann man die „rollende Bewegung" beobachten. Sie stellt nichts anderes dar als das Bemühen des Tieres, einen Halt zu finden. Da gleichsam tastend Pseudopodien ausgestreckt werden, so kann dabei leicht der Schwerpunkt verlagert werden, und die Amöbe, die noch nicht genügend an der Unterlage haftet, fällt deshalb plötzlich um. Das kann sich mehrere Male wiederholen, stets aber erfolgte in den von mir beobachteten Fällen schließlich das Festheften an der Unterlage und dann floß das Tier entweder nach allen Seiten breit auseinander oder es nahm gleich eine bestimmte Bewegungsrichtung an und ergoß sein Plasma kaskadenartig in dieser. Der Vorgang läßt sich ganz gut mit dem Zerlaufen der Butter vergleichen. Ich habe das nicht nur bei der *Amoeba verrucosa*, sondern auch bei der *Amoeba terricola* beobachtet, bei der freilich alles viel träger erfolgt. Grosse-Allermann (1909) fand die rollende Bewegung ebenfalls gewöhnlich „nach heftigen Erschütterungen wie beispielsweise nach dem Auswaschen". Er meint, daß diese Bewegungsart „wegen der größeren Trägheit der zweiten (fließenden!) gegenüber eine Art Ausruhen bedeute". Eine derartige Annahme scheint mir wenig berechtigt zu sein; meiner

[1]) Auf die Untersuchungen von Jennings (1904) bin ich leider erst nach Abschluß meiner Arbeit aufmerksam geworden. Ich bedaure das außerordentlich, zumal ich in der *Amoeba verrucosa* ein so günstiges Objekt besessen habe, um die Versuche von Jennings zu wiederholen. Der Verfasser erwähnt die rollende Bewegung Rhumbler's nicht, sondern spricht nur von der fließenden. Ich vermute daher, daß auch er der „rollenden" Bewegung keine besondere Bedeutung beimißt. Sie würde zudem nur einen Spezialfall der fließenden Bewegung darstellen, wenn seine Auffassung darüber richtig ist. Die „fließende" Bewegung stellt sich nach seinen Untersuchungen als ein Rollen des auf der Unterlage flach ausgebreiteten Tieres dar, vergleichbar dem Rollen eines durchsichtigen Sackes, der nur zur Hälfte mit einer Granulationen enthaltenden Flüssigkeit gefüllt ist. Die beiden von Rhumbler unterschiedenen Bewegungsarten würden dann nur darin voneinander abweichen, daß bei der einen die Amöbe überhaupt nicht an der Unterlage befestigt ist („rollende" Bewegung), während bei der anderen das Vorderende an ihr haftet („fließende" Bewegung).

Meinung nach stellt die rollende Bewegung nur ein Tasten nach einer Unterlage vor.

Ich kann daher Rhumbler nicht recht geben, wenn er sagt, daß die fließende Form der *Amoeba verrucosa* „nur vereinzelt unter den gewöhnlichen warzigen Formen" anzutreffen sei. Das ist richtig, wenn man nach dem Aussehen einer ganzen Kultur urteilt, in der sich zahlreiche Algen befinden. Dann kriecht der größte Teil der Tiere an den Algen entlang, und diese sehen allerdings höckerig aus. Was man jedoch am Boden des Kulturgefäßes findet, das hat (mit Ausnahme von zufällig losgelösten Individuen) die fließende Form der *Amoeba striata.* Wenn Rhumbler nun in einer 6 Wochen vernachlässigten Kultur alle Tiere in der fließenden Form fand, so braucht man zur Erklärung dieser Tatsache keineswegs gleich chemische Einflüsse anzuführen. Rhumbler vermutet, „daß die durch Verdunstung des Wassers konzentrierten, im Wasser löslichen Substanzen diese allgemeine Überführung der Amöben in die fließende Form .... besorgt" haben. Ich glaube überhaupt, daß man viel zu schnell chemische und andere Einwirkungen in Fällen vermutet, wo man mit einfacheren Erklärungen auskäme (s. auch Schwebformen!). Ich möchte auch bei der oben besprochenen Erscheinung den Grund nicht im veränderten Chemismus suchen, sondern im Fehlen von Gegenständen, an denen die Amöben entlang kriechen konnten, so daß sie alle gezwungen waren, sich am Boden des Kulturgefäßes aufzuhalten. Ich habe die Beobachtung gemacht, daß sich die fließende Bewegung sowohl bei Tieren findet, die man soeben ihrem normalen Medium entnommen hat, als auch in sehr alten und vernachlässigten Kulturen.

Die typische Form einer in bestimmter Richtung fließenden *Amoeba verrucosa* gibt Fig. 1 wieder. Der hinten zugespitzte Körper fließt mit breitem Pseudopodium vorwärts. In ähnlicher Weise bewegten sich alle Amöben mit Pellicula, die ich beobachten konnte (*Amoeba terricola, A. vesiculata* und *A. platypodia*). Bei den *Limax*-Amöben (Fig. 4) ist die Basis des gleichschenkligen Dreiecks stark verkürzt, während sie bei *Amoeba lamellipodia* meist so groß ist, daß eine fächerartige Figur entsteht (Fig. 8). Ich führe diese Bewegungsformen deshalb an, weil man immer wieder der Behauptung begegnet, daß sie nur für die *Limax*-Amöben charakteristisch seien.[1]) Ich möchte jedoch hier schon auf die außerordentliche Beweglichkeit und die ausgesprochene Pseudopodienbildung gerade dieser Gruppe

[1]) Vgl. hierzu die Anmerkung auf S. 52.

hinweisen (Fig. 2 und Textfig. 3). Auch Vahlkampf (1905) beschreibt bei seiner nur 3—4 μ großen *Amoeba limax* „kurze, lappenartige Ausstülpungen zum Zwecke der Orientierung über die Umgebung".

b) Abscheidung einer klebrigen Substanz an der Amöbenoberfläche.

Schon Verworn (1889) sagt, daß die Pseudopodien der Rhizopoden eine schleimige Substanz abscheiden, mit der sie sich an ihrer Unterlage ankleben. Hofer (1890) schließt auf das Vorhandensein eines klebrigen Sekrets aus der Tatsache, daß Schlammpartikelchen und Pflanzenreste sich sehr häufig an die Oberfläche der Amöbe ankleben, und daß Mycetozoenplasmodien beim Wegkriechen einen deutlich sichtbaren schleimigen Stoff hinterlassen. Rhumbler hat in seiner schönen Arbeit (1898) die Anwesenheit einer klebrigen Substanz tatsächlich nachgewiesen, indem er sie nach Berührung des Körpers in Fäden auszog. Wenn nun deren Länge bei Difflugien viel größer war als bei Amöben, so ist das wohl darin begründet, daß die Pseudopodien der Testaceen eine doppelte Aufgabe haben: einmal dienen sie zur Befestigung an der Unterlage, dann aber noch zum Ergreifen der Beute. Die zweite Leistung fällt bei Amöben weg. Daher ist das Pseudopodium der Testaceen schon mit viel mehr Klebstoff überzogen, wenn es ausgestreckt wird, als bei den Amöben, wo erst bei Berührung der Unterlage die eigentliche Abscheidung eintritt. Daß aber auch hier schon vorher eine klebrige Substanz vorhanden war, beweisen eben die Fäden, die Rhumbler bei Berührung ausziehen konnte.

Den schönsten Eindruck, daß sich das Tier an seiner Unterlage festklebt, bekommt man bei der *Amoeba verrucosa*, wenn sie nach Loslösung vom Boden des Kulturgefäßes aus der für kurze Zeit angenommenen runzeligen Kugelform wieder in die fließende Bewegung übergeht. Sie zerfließt dann in der oben S. 37 angegebenen Weise und wird offenbar sehr fest an die Unterlage angepreßt. Ein Gewicht kommt hierbei nicht in Frage, das spezifische Gewicht des Protoplasmas beträgt nicht viel mehr als 1. Außerdem wäre dann ja auch ein längeres Verharren und Rollen in der Kugelform unmöglich; die Amöbe müßte sofort wieder zu einer Scheibe werden. Der Grund kann also nur in der Abscheidung einer klebrigen Substanz liegen. Am festesten klebt der Vorderrand des kriechenden Tieres, doch machte es bei einer kleinen Amöbe, deren geschlechtliche Fortpflanzung ich demnächst schildern werde, bisweilen den Eindruck, als ob das Hinterende beim Wechsel der Bewegungsrichtung die Fixierung

übernähme; wenigstens blieb die kontraktile Vacuole, trotz des neben ihr vorbeifließenden Entoplasmas, so lange fest liegen, bis sie mit dem letzten Rest mitgenommen wurde. In solchen Fällen bemerkte ich oft das Nachschleppen von Fremdkörpern am Hinterende, das auch Rhumbler beschreibt. Das Festkleben der Amöben erleichtert ihre Züchtung außerordentlich. Man kann das Wasser einfach abgießen oder mit einer Pipette absaugen, ohne daß man Gefahr läuft, die am Boden angeklebten Tiere zu verlieren.

c) Zottenanhang.

Typische Schopfbildung habe ich nur bei Amöben mit Pellicula feststellen können. Am schönsten zeigt ihn *Amoeba terricola*, bei der das Hinterende oft als traubenartige Anschwellung nachgeschleppt wird. Man kann beim Einsetzen lebhafter Bewegung oft beobachten, wie die Pellicula des Hinterendes sich auf einmal fältelt und wie dann das ganze Gebilde ruckweise dem Fortschreiten des Tieres folgt. Man hat in solchen Fällen deutlich den Eindruck, daß da der ungenügend gefüllte Zipfel eines Sackes nachgeschleppt wird. Das deckt sich mit der Anschauung Bütschli's und Rhumbler's (1898), die in dem Schopf ebenfalls eine Schrumpfungserscheinung der membranartigen Außenschicht erblicken, die infolge schnelleren Abflusses des inneren Plasmas auftritt. Auf das passive Nachgezogenwerden des Amöbenhinterendes hat schon Penard (1890) aufmerksam gemacht.

d) Schwebform.

Als „Schwebform" bezeichne ich die durch lange, mehr oder weniger spitze Pseudopodien ausgezeichnete Sternform, die nach meiner Meinung alle Amöben annehmen, wenn sie sich frei schwebend im Wasser befinden. In manchen Fällen ist die Ähnlichkeit mit einer *Amoeba radiosa* ganz auffällig.

Diese Erscheinung haben schon verschiedene Forscher beobachtet, aber noch hat meines Wissens keiner ihren Grund und ihr allgemeines Vorkommen erkannt.

Nur Jennings (1904) macht eine Ausnahme, und über die schwebende *Amoeba proteus* findet sich bei Hofer (1890) eine richtige Angabe. Jennings erwähnt die Schwebform nur einmal, er scheint ihr also keine größere Bedeutung beizumessen. Auf S. 181 sagt er: „An Amoeba floating in the water frequently takes a starlike form, with many long pseudopodia projecting in all directions."

Nimmt man mit der Platinöse aus der Kahmhaut oder aus einer

Agarkultur Amöben und schüttelt sie im Wasser aus, so bieten sich alle frei im Wasser schwebenden Tiere als zierliche Sternchen dar. Ganz auffällig war das verschiedene Verhalten einmal in einer Uhrgläschenkultur. Ich hatte eben mit der Platinöse ein Stück Kahmhaut abgenommen und sah darauf die Kultur noch einmal durch. Die Tiere in der Kahmhaut und die auf dem Boden des Schälchens zeigten keine Veränderung. Einige Amöben jedoch waren aus der Kahmhaut losgelöst worden und schwebten dicht unter ihr. Diese wenigen Exemplare hatten sämtlich die *Radiosa*(= Schweb)-Form.

Selbst die träge *Amoeba verrucosa* bequemt sich bisweilen, wenn sie ganz frei im Wasser hängt, einige lange, zugespitzte Pseudopodien auszusenden. Einen derartigen Fall hat Leidy (1879) beobachtet und in Fig. 11, Taf. III abgebildet. Seine Figurenerklärung stimmt mit meiner Ansicht überein, sie lautet: „... individual as observed swimming".

Vahlkampf (1905) hat Schwebformen bei *Amoeba limax* und bei *Pelomyxa* gesehen. Er schreibt darüber: „Ich habe oft Gelegenheit gehabt, bei *A. limax* eine eigentümliche Gestaltsveränderung zu beobachten .... Da ich sie jedoch auch bei *Pelomyxa* sah, ist hierin nicht eine spezielle Eigentümlichkeit der *A. limax* zu erblicken. Die Ursache, auf welcher diese der *A. radiosa* ähnelnde Körperform beruht, ist sicherlich auf einen chemischen Reiz zurückzuführen .... Eine Eigenbewegung scheint mir in diesem Zustand im Gegensatz zu Verworn nicht stattzufinden, diesergestalt veränderte Amöben werden vielmehr vollständig passiv in einer Art Körperstarre von der Flüssigkeit bewegt und sind nicht imstande, sich an der Unterlage zu befestigen."

Doflein (1907) erklärt die Erscheinung ebenfalls mit einem Chemismus. Er fand die Form häufig bei Tieren in „gutem Ernährungszustand in sauerstoffreichem Wasser". Er weist zunächst darauf hin, daß vielleicht die Amöben bei der dadurch erreichten maximalen Oberflächenentwicklung am vorteilhaftesten den Sauerstoff aufnehmen könnten, fährt aber dann fort: „Wahrscheinlicher als ein solcher teleologischer Zusammenhang scheint mir ein Einfluß der chemischen Zusammensetzung des Mediums auf die Oberflächenspannung." Und doch hat auch er die tatsächliche Ursache der Erscheinung kennen gelernt. Er schreibt nämlich, daß man die *Radiosa*-Form besonders dann antrifft, „wenn man das Wasser des Kulturgefäßes durch leises Schaukeln in Bewegung versetzt hat. Dann erscheint der ganze Boden der Kulturschale wie mit hunderten von kleinen Sternchen bedeckt". An anderer Stelle bemerkt er:

„Hervorzuheben ist, daß die Tiere in dieser Stellung sich nicht bewegen, sondern heliozoenartig im Wasser schweben." Hiermit bestätigt DOFLEIN die Beobachtungen VAHLKAMPF's. Was hat nun dabei die gute Ernährung und das sauerstoffreiche Wasser zu tun? Stark gefütterte Amöben schränken häufig ihre Bewegung längere Zeit ganz oder fast ganz ein, um ihren Futtervorrat zu verdauen, und finden sich so am Boden des Kulturgefäßes, an dem sie nur lose angeheftet sind. Sie werden daher schon bei geringer Wasserbewegung abgelöst und schweben frei im Wasser, wobei sie zum großen Teil die charakteristische Sternform annehmen. Der Sauerstoff spielt dabei keine Rolle, man kann das Phänomen ebenso gut in sauerstoffarmem Wasser beobachten. Ja man sollte meinen, daß gerade bei geringem Sauerstoffvorrat die Tiere die größte Oberflächenentwicklung zeigen sollten, um ihren Bedarf noch zu decken. Das würde sich mit der Annahme DOFLEIN's erst recht nicht in Einklang bringen lassen.

In Kulturen von *Amoeba proteus* findet man stets am Boden des Gefäßes Tiere, die die aufgenommene Nahrung verdauen. Sie folgen der geringsten Wasserbewegung und zeigen dann meist sehr lange Pseudopodien, die nach allen Richtungen hin ausstrahlen. Über derartige „Schwebformen" bei *Amoeba proteus* schreibt HOFER (1890): „Bei dem zweiten, nur mittelbar oder indirekt eine Ortsveränderung erzeugenden Bewegungsmodus klebt sich die Amöbe nicht an den Boden fest, sondern schwimmt entweder frei im Wasser oder ruht, nur ganz leicht auf einige ihrer Pseudopodien gestützt, auf dem Boden und folgt passiv jeder, auch der geringsten Bewegung des Wassers. War vorher das Plasma wesentlich nur in einer Ebene ausgebreitet und nur zu ganz kurzen Lappen ausgezogen, so strahlen jetzt nach allen Richtungen des Raumes oft zahlreiche kurze, vom Körper scharf abgesetzte oder auch so lange Pseudopodien aus, daß man von einem eigentlichen „Leib" gar nicht mehr sprechen kann; der ganze Körper ist dann in Pseudopodien ausgezogen .... der Körper vermag jetzt im Wasser schwebend vermittels dieser Oberflächenvergrößerung einen Ortswechsel passiv durch die Strömungen des Wassers zu vollziehen." HOFER deutet den Vorgang als „Bewegungsmodus". Ich glaube, der Ausdruck „Schwebform" kommt dem Wesen der Sache näher. Die durch Wasserströmungen von ihrer Unterlage losgelöste Amöbe reagiert auf das Fehlen jeglichen Berührungsreizes durch Aussenden langer Pseudopodien; sie behält aber — wenn sie nur weiter frei im Wasser schwebt — ihre charakteristische Form auch nach Aufhören der Wasserbewegung

bei. Man deutet daher die von Hofer mitgeteilten Beobachtungen am besten, wenn man sagt: „Alle im Wasser treibenden Amöben zeigen die Schwebform."

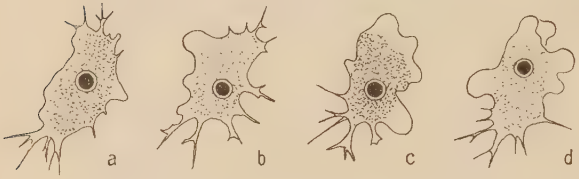
Es kann sich bei den „Schwebformen" nicht um ein Tasten nach Gegenständen handeln, an denen sich die Amöbe anheften möchte. Denn die Pseudopodien sind stets ganz starr und unbeweglich, was auch Vahlkampf und Doflein betonen. Wir haben es hier tatsächlich mit einem Versuch des Tieres zu tun, sich schwimmend in einer bestimmten Höhe zu erhalten.

Die langen spitzen Pseudopodien der schwebenden Amöben stellen eine interessante Parallele dar zu den vielfach modifizierten stachelförmigen Schwebeeinrichtungen der Planktonbewohner.

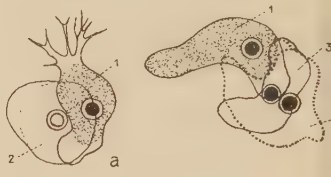
Wie kommt es nun, daß Vahlkampf und Doflein in so bestimmter Weise chemische Einflüsse als Grund für die von mir als „Schwebform" bezeichnete Gestaltsveränderung angeben? Weil Verworn (1889) *Amoeba limax* durch Übertragen in verdünnte Kalilauge in die *Radiosa*-Form umwandelte, also durch chemische Reize künstlich die Schwebform erzeugte.

Ich habe die Versuche wiederholt. Ich ging dabei von der Vermutung aus, daß vielleicht die Kalilauge die Abscheidung der klebrigen Substanz (vgl. S. 39) unmöglich machte, indem sie diese entweder zerstörte oder neutralisierte. Traf das zu, dann konnten sich die Tiere nicht mehr festkleben und mußten jeder Wasserbewegung folgen; die *Radiosa*-Form war also eine Schwebform. Um das Schweben zu verhindern, nahm ich meine Versuche auf dem Objektträger und unter dem Deckglas vor. Ich benutzte dazu die sehr bewegliche *A. tachypodia*. Sobald nun die Einwirkung der Kalilauge sich geltend machte, konnte man eine merkwürdige Veränderung wahrnehmen. Die Pseudopodien, die vorher überall lappig waren, behielten diesen Charakter nur noch an einigen Stellen, meist an dem einen Pol des Tieres. Am entgegengesetzten Ende erschienen dünne, fadenförmige Fortsätze des Ectoplasmas, die wie die Rhizopodien der Foraminiferen sich verzweigten und plattenartige Protoplasmaansammlungen an den Verzweigungsstellen zeigten. Besser als Worte mag das Textfig. 1 erläutern. Wäre die Annahme von Verworn richtig, dann hätten alle Pseudopodien eine Metamorphose durchmachen müssen. Da aber auch nach mehr als einer Stunde neben den Rhizopodien noch Lobopodien vorhanden waren, so kann die Sternform der *A. limax* nicht durch die Einwirkung der Kalilauge entstanden sein. Dazu kommt noch folgendes. Die Tiere

in Textfig. 1 sind kurz hintereinander gezeichnet; sie blieben dabei am gleichen Platze liegen und trieben nur an verschiedenen Stellen Lobopodien vor, wie es aus der Zeichnung ersichtlich ist. Textfig. 2 a zeigt dasselbe Tier wie in Textfig. 1. Zwischen den beiden dargestellten Stadien 1 und 2 lag ein Zwischenraum von 45 Minuten; die Amöbe kugelte sich dann ab. Ich suchte jetzt nach einem Individuum, das noch Bewegung zeigte (also nach über 45 Minuten Aufenthalt in verdünnter Kalilauge). In Fig. 2 b, 1—3 bilde ich das lebhafteste; das ich finden konnte, ab. Es streckte ständig Pseudopodien aus, trotzdem kam es nicht von der Stelle (zwischen



Textfig. 1.



Textfig. 2.

ZEISS homog. Imm. 1,4 mm, Comp. Oc. 6.

1—2 und 2—3 liegen je 10 Minuten Zwischenraum). Ein Versuch, zwei aufeinanderfolgende Bewegungsstadien einer normalen Amöbe zum Vergleich zu zeichnen, mißglückte, da das Tier nach Skizzierung des Umrisses mit dem Zeichenapparat schon wieder das Gesichtsfeld verlassen hatte.

Die Annahme, daß die Kalilauge die klebrige Substanz zerstört und daß VERWORN's „*Radiosa*-Formen" Schwebformen waren, gewinnt nach diesen Feststellungen an Wahrscheinlichkeit. Die Rhizopodien stellen offenbar einen Versuch der Amöbe dar, sich doch noch einigermaßen zu befestigen. Dazu ist diese Form der Pseudopodien sicher die geeignetste, und wir finden sie daher besonders ausgebildet bei den Foraminiferen, die eine schwere Schale herumzuschleppen haben.

Mit meinen Beobachtungen an *A. tachypodia* stimmt ganz gut überein, was DOFLEIN (1907) von der *A. vespertilio* nach Einwirkung verdünnter Kalilauge sagt: „Am Hinterende bilden sich dichte Büschel ganz feiner kurzer fingerförmiger Pseudopodien . . ." Es wird also auch hier der gleiche Versuch zu einer Befestigung gemacht, indem zahlreiche dünne Fortsätze ausgestreckt werden, die eine möglichst große Oberfläche entwickeln.

e) Abkugelung während der Teilung.

Auf einem bestimmten Teilungsstadium kugelt sich der Körper aller von mir untersuchten Amöben nach Einziehen der Pseudopodien ab. Die Kugel streckt sich zu einem Rotationsellipsoid, und erst dann schneidet die Teilungsfurche ringförmig ein. Ein Blick auf die beigegebenen Tafeln, besonders Fig. 12 u. 13, erklärt den Vorgang deutlicher als Worte.

Ich vermute, daß die Abkugelung nicht nur typisch, sondern notwendig für die Amöbenteilung ist.

Bei der *Amoeba lamellipodia* findet man die Kugelform schon in der Prophase; gewöhnlich jedoch scheint sie erst in der Anaphase einzutreten.

Es ist auffällig, daß Nägler davon nichts erwähnt. Es scheint ihm auch völlig entgangen zu sein, obwohl seine Fig. 68—71 und 112—116 deutlich darauf hinweisen. Und doch ist die Abkugelung das sicherste Kriterium für die Teilung. Ich möchte das hier besonders betonen, weil ich aus später zu erörternden Gründen der Meinung bin, daß ein großer Teil der „Teilungsstadien" Nägler's gar nichts mit einer Teilung zu tun hat.

Auf die Abkugelung haben nur Goldschmidt (1907) und Doflein (1907) hingewiesen; und letzterer gibt an, daß die sich teilenden Tiere auch durch die Form ihrer Pseudopodien vom normalen Aussehen abweichen. Ich glaube den Unterschied in einfacher Weise erklären zu können, und zwar durch die Abkugelung selbst. Der Übergang dazu erfolgt unter Einziehen der Pseudopodien. Eine glatte Oberfläche kann nur resultieren, wenn das Ectoplasma keinerlei hautartige Differenzierung aufweist, wie das bei *Amoeba lamellipodia* ist. Ist jedoch eine, wenn auch dünne, Pellicula vorhanden, dann legt sich diese infolge der starken Oberflächenverminderung, die eine Folge der Abkugelung ist, in Falten und bildet charakteristische höckerige Pseudopodien (Fig. 13).[1]) Als ich den Vorgang zum erstenmal bei der *Amoeba verrucosa* sah, fiel mir der Unterschied im Aussehen der zur Teilung abgekugelten Tiere von den auch sonst vor-

[1]) Wenn diese der abgekugelten *Mastigella vitrea* (Goldschmidt 1907) fehlen, so ist das ein deutlicher Beweis, daß die von Goldschmidt beschriebene „Pellicula" gar nicht vorhanden ist. Übrigens erwähnt Goldschmidt auch nichts von den für die Amöben mit Pellicula so charakteristischen Falten in der Oberfläche der kriechenden Tiere (vgl. meine Fig. 1). Das „morgensternartig mit Pseudopodien bedeckte" Hinterende ist ebenfalls nicht mit der Schopfbildung der Hautamöben zu identifizieren, sondern, wie es Goldschmidt auch tut, mit dem Spitzchenbesatz.

kommenden kugeligen Individuen sofort auf. Bei der Teilung liegt eben eine sehr regelmäßige Kugel vor, daher auch die ganz gleich aussehenden warzenförmigen Pseudopodien, während bei gewöhnlich abgekugelten Amöben immer Unregelmäßigkeiten vorhanden sind. Für das Studium der Kernteilung kommen in erster Linie die abgekugelten Amöben in Betracht. Aus der Spindelfigur, wie sie sich in ihnen darbietet, lassen sich meist schon Schlüsse auf die Anfangsstadien ziehen. Dagegen befinden sich die Kerne schon in der Telophase der Teilung in allen Amöben, bei denen die Tochtertiere nur durch einen schmalen Verbindungsfaden aneinanderhängen (vgl. Fig. 13, 45, 72). Da man bisher, besonders in Erinnerung an die Bilder F. E. Schulze's von *Amoeba polypodia* (1875) nur nach derartigen Individuen in Amöbenkulturen suchte, so ist es nicht verwunderlich, wenn wir noch immer so wenig Kernteilungen in dieser Gruppe der Rhizopoden kennen.

Auch Doflein (1907) führt unsere geringen Kenntnisse der Amöbenteilung auf zu späten Beginn der Beobachtung zurück. Nur gibt er als Charakteristikum der in Teilung befindlichen Tiere das veränderte Aussehen der Pseudopodien an, das nach meinen Beobachtungen nur eine Sekundärerscheinung darstellt, bedingt durch die überall sich findende Abkugelung.

f) Zeit und Zeitdauer der Teilung.

Die kleinen Amöben teilen sich zu jeder Tages- und Nachtzeit, so daß man hier an keine bestimmten Stunden zur Anfertigung von Präparaten gebunden ist. Die größeren Formen scheinen die Abendstunden oder die Nacht zu bevorzugen. *Amoeba verrucosa* teilt sich stets zwischen 5 und 9 Uhr abends; am günstigsten ist die Zeit zwischen 7 und 9 Uhr. Für die Mastigamöben gibt Goldschmidt (1907) die Nacht an.

Unter normalen Umständen scheint die Teilung nicht mehr als 10—15 Minuten in Anspruch zu nehmen. Genaue Beobachtungen liegen mir vor von der *Amoeba lamellipodia*, die sich innerhalb 10 Minuten teilt. Aus einem Vergleich der Fig. 11 mit den fixierten Präparaten (Fig. 53—72) geht der schnelle Ablauf der Kernteilung klar hervor. Zwischen der Abkugelung der *Amoeba platypodia* und der vollständigen Trennung der Tochtertiere vergehen etwa 2 Minuten. *Amoeba verrucosa* teilt sich in etwa 15 Minuten, *Amoeba proteus* nach Awerinzew (1906) in 20—30 Minuten. Der gesamte Teilungsvorgang bei *Amoeba polypodia* läuft in 10 Minuten ab, davon entfallen nur $1^1/_2$ Minuten auf die Kernteilung! Schaudinn gibt für *Amoeba*

crystalligera 2 Minuten an; die auffällig lange Dauer von 1 Stunde zwischen Zerfall des Binnenkörpers und der Anaphase bei *Amoeba binucleata* glaubt er selbst als anormal betrachten zu müssen, verzögert durch den Druck des Deckglases. Dieser Meinung schließe ich mich an. Auch bei *Amoeba vespertilio* wird die kürzeste Zeitangabe Doflein's von 15 Minuten der tatsächlichen Dauer am nächsten kommen. Von der *Mastigella vitrea* sagt Goldschmidt: „Hier bei meinen Mastigamöben gehen die letzten Teilungsstadien sicher, wie ich beobachten konnte, sehr langsam vor sich, die ersten müssen dagegen außerordentlich geschwind ablaufen." Es liegt hier offenbar dieselbe Schädigung der Tiere durch Deckglasdruck und Sauerstoffmangel vor wie oben bei der *Amoeba binucleata*. Vielleicht könnte man auch daran denken, daß die Tiere sich schon in Depression befanden (tatsächlich trat ja bald die geschlechtliche Fortpflanzung ein). Mit dieser Annahme könnte man dann auch die auffällige Erscheinung erklären, daß bei der Plasmateilung zweikerniger Individuen „merkwürdig oft" ein Tier keinen Kern mitbekam.

Jedenfalls lassen sich jetzt die Gründe für unsere geringen Kenntnisse der Amöbenteilung zusammenfassen; es sind: die sehr schnell und bei größeren Formen zu bestimmten Stunden verlaufende Teilung und das Verkennen der charakteristischen Teilungsfigur.

g) Einfluß des künstlichen Lichtes auf die Kernteilung.

Hierüber schreibt Nägler: „Das künstliche Licht durch Gasbeleuchtung scheint auf den Ablauf der Kernteilung sehr verlangsamend zu wirken, denn ich habe oft Stadien mit dem Beginn der Kernteilung beobachtet, deren weitere Teilung aber nur bei starker Abblendung oder beim Beobachten mit Tageslicht zu verfolgen war. Eine plötzliche Einstellung des künstlichen Lichtes wirkte dermaßen hemmend ein, daß oft die Kernteilung unterbrochen wurde und, falls sie noch nicht zu weit fortgeschritten war, der Kern wieder seine ursprüngliche Gestalt annahm." Das letzte schien mir schon ziemlich unwahrscheinlich, bevor ich selbst Erfahrungen in dieser Hinsicht besaß. Ich kann feststellen, daß eine Einwirkung in der von Nägler angegebenen Weise nicht existiert. Nicht nur habe ich häufig Kern- und Zellteilung bei Amöben beobachten können, die schon lange Zeit dem Gaslicht ausgesetzt waren, sondern ich habe auch bei plötzlicher Einstellung des künstlichen Lichtes keine Veränderung feststellen können. Ja bei Anfertigung der Präparate für die Teilung der *Amoeba verrucosa* war ich allein auf künstliches Licht angewiesen und mußte etwa alle 5 Minuten die Tiere aus dem Dunkel in den

Strahlenkegel des Kondensors bringen. Daß ich trotzdem die ganze Teilung nach fixierten Präparaten abbilden kann, spricht allein schon gegen Nägler.

Wenn nun gar „die Kernteilung unterbrochen wurde ... und der Kern wieder seine ursprüngliche Gestalt annahm", so ist das für mich von neuem ein Beleg dafür, daß Nägler oft gar keine Kernteilung vor sich hatte.

h) „Parasiten."

Sowohl 1909 als auch in einer Mitteilung von 1910 beschreibt Nägler das Vorkommen von „Parasiten" in freien wie encystierten Amöben. Ich kann bei einem Vergleich mit Befunden, die ich selbst machte und die mir ganz ähnlich erscheinen, mich nur auf die Abbildungen Nägler's beziehen, die nicht nur in diesem Punkte zu wünschen übrig lassen. Man wird mir daher wohl bald den Einwand machen, daß hier nur morphologisch gleiche Bilder von ganz verschiedenen physiologischen Vorgängen vorliegen. Ich wage den Versuch trotzdem.

Zunächst die „fakultativ parasitischen Micrococcen". Nägler beschreibt sie bei einer Amöbe, die ich für identisch oder verwandt mit meiner *Amoeba lamellipodia* halte (es weisen darauf neben der Größe die starke Ausbildung des „Außenchromatins" (Fig. 13) und die eigenartige Gestaltung des Binnenkörpers in Fig. 6 hin). Es ist nun schon auffällig, daß die Amöbe immer infiziert war. Vergleicht man zudem meine Fig. 52 u. 63 mit den Nägler'schen Abbildungen, so ist die Ähnlichkeit der in Frage stehenden Gebilde sicher sehr groß. Die *Amoeba lamellipodia* war nicht immer mit den stark färbbaren Körperchen behaftet, die auf Agar gezüchteten Tiere aber stets. Nägler hat auch auf Agar kultiviert. Daß sich die Körperchen, die ich für Nahrungskörper halte, so stark färben, braucht uns nicht zu verwundern. Nach Keysselitz (1908 a) besitzen die von *Oxyrrhis marina* aufgenommenen und in einer Vacuole aufgerollten Algenfäden eine große Affinität zu Eisenhämatoxylin, während die noch freien Enden sich so gut wie nicht färben.

Besonderen Wert jedoch möchte ich auf die Färbbarkeit der „Micrococcen" mit Neutralrot legen, die Nägler feststellt. Bei der *Amoeba lamellipodia* färben sich die Körnchen ebenfalls, die Bakterien außerhalb der Amöben färben sich nicht. Neutralrot färbt bekanntlich außer Granulationen die der Verdauung unterliegenden Nahrungskörper.

Die Übertragung auf andere Amöben in der Weise, wie sie

Nägler bewerkstelligte, beweist nichts, solange es ihm nicht gelingt, die Micrococcen in Reinkultur zu züchten und dann Amöben mit ihnen zu infizieren mit dem Resultat, daß gut sich entwickelnde Kulturen kurze Zeit nach der Infektion aussterben.

Ich vermute, daß es sich auch bei Nägler wie bei mir um der Verdauung lange widerstehende Bakterien handelte; vielleicht sind es auch Bakterien, die sonst unverdaut von den Amöben wieder abgegeben werden, die aber infolge ihres starken Wachstums auf den Agarplatten die natürliche Bakteriennahrung der Tiere verdrängen. Dann wäre das Aussterben der Kulturen einfach ein Verhungern. Die in den Fig. 6 u. 22—24 bei Nägler abgebildeten „Kernabnormitäten und Degenerationen" lassen sich meinen Bildern von der Rekonstruktion der Tochterkerne (Fig. 74—77) sehr gut an die Seite stellen. Meines Wissens ist übrigens ein so großes Wachstum, wie es zwischen den Inhaltskörpern von Fig. 2 u. 9 bei Nägler liegt, für Coccen nicht bekannt. Diese großen Kugeln fanden sich nun bei „Amöben, die der Encystierung zuneigen". Damit komme ich zu den Parasiten in den Cysten.

Ich gebe von den Cysten der *Amoeba tachypodia* vier Bilder (Fig. 48—51), die meiner Meinung nach einiges Licht über die Entstehung der „Parasiten" verbreiten. Man findet in eben encystierten Tieren sehr kleine, stark färbbare Körnchen (Fig. 48), die offenbar unter Flüssigkeitsaufnahme bedeutend anschwellen und schließlich zu Kugeln heranwachsen, die oft den Kern an Größe übertreffen (Fig. 49—51). Im Leben sind sie stark lichtbrechend (Fig. 5 u. 6) und geben damit wohl ein gleiches Bild wie die „hellglänzenden Körner, die so groß wie der Kern werden können" (Nägler). Was diese Gebilde bedeuten, läßt sich schwer sagen. Ich habe zunächst an Stoffwechselprodukte gedacht, die infolge der Herabsetzung der Lebensprozesse in der Cyste ihre regressive Metamorphose nicht zu Ende geführt hätten. Ich neige jetzt mehr der Ansicht zu, daß die abgeschiedenen Substanzen mit der Bildung der Cystenmembran in Zusammenhang stehen. Dafür scheint mir ihr Auftreten kurz vor der Encystierung zu sprechen, das auch Vahlkampf (1905) für *Amoeba limax* beschreibt; ferner läßt sich feststellen, daß die Kugeln, nachdem sie ihre maximale Ausbildung erreicht haben, allmählich zerfallen und in alten Cysten nie mehr nachzuweisen sind. Diese zeigen im lebenden Zustand ein Bild wie Fig. 7. Der Färbung mit Eisenhämatoxylin setzen die alten Cysten einen viel größeren Widerstand entgegen als die jüngeren. Ich kann mir das bloß durch die

Annahme erklären, daß in der Membran Stoffe inzwischen eingelagert worden sind, die den Kugeln entstammen.

Auch in den Cysten der Amöbe, die ich schon in der Einleitung wegen ihrer geschlechtlichen Vorgänge erwähnte, konnte ich das allmähliche Entstehen und Anwachsen ähnlicher stark färbbarer Gebilde beobachten, sie verschwinden dann ebenfalls und von diesem Zeitpunkte ab lassen sich die Cysten sehr schlecht färben.

Ich bin der festen Überzeugung, daß die in den Fig. 39 u. 85 bei Nägler als „Parasiten" bezeichneten stark färbbaren Gebilde die gleiche Bedeutung haben wie die von mir beobachteten. Auch die Cysten der *Amoeba albida* waren nach Nägler „infiziert" mit Zellparasiten, die oft die ganze Cyste füllten — und doch machte die Amöbe ungestört ihre geschlechtliche Entwicklung durch und ließ sich beim Überimpfen auf neue Agarplatten fortpflanzen! Hier ist die Analogie mit dem von mir zuletzt erwähnten Fall noch größer.

Die „Parasiten" der Fig. 83 u. 84 bei Nägler sind offenbar Nahrungskörper, Fig. 84 ist vermutlich sehr wenig differenziert. Man kann jedenfalls die Reihe von „feinen Pünktchen, die immer zahlreicher wurden und schließlich zu kleinen rundlichen Lebewesen mit deutlich erkennbarem Kern heranwuchsen", auch umgekehrt von oben nach unten aufstellen und mit den „Lebewesen" (wahrscheinlich kleinen Flagellaten) als Nahrungskörper beginnen, um mit den „feinen Pünktchen" als unverdauten Rückständen aufzuhören. Nägler seriiert nur nach fixierten Präparaten. Die kleinen Flagellaten außerhalb der Amöben, die er als ausgeschlüpfte Parasiten betrachtet, dürften wohl eine Verunreinigung der Kultur gewesen sein. Nägler sagt ja selbst, daß die Kulturen der *Amoeba albida* „noch mit anderen Protozoen verunreinigt waren".

i) Systematik.

Die Bemerkung Schaudinn's in seiner schönen Arbeit von 1903(b), daß die *Amoebaea* „ein durchaus künstlicher Notbehelf, ein Sammeltopf der heterogensten Elemente" seien, ist sicher berechtigt. Andererseits dürfen wir heute doch schon mit Sicherheit eine größere Zahl von amöboiden Organismen als echte Amöben bezeichnen, während Schaudinn als einzig sichere Form zunächst nur *Amoeba proteus* anerkennen mochte.

Trotzdem halte ich eine auf rein äußerlichen Merkmalen beruhende Charakteristik der Amöben für verfehlt. Ich denke hier vor allem an Penard, der meines Wissens nicht ein einziges Mal

die Entwicklungsgeschichte in seinen Veröffentlichungen berücksichtigt hat. Ja einige von ihm neu aufgestellte Arten verdanken ihre Existenz nur einem oder wenigen Exemplaren! Was das bei Amöben bedeutet, das weiß nur der, der aus eigener Anschauung die unglaubliche Veränderlichkeit der Gestalt und die Größenunterschiede bei diesen Organismen kennen gelernt hat. Ganz unzureichend für eine sichere Diagnose sind die Bilder, die Penard in seinem großen Werke über die Rhizopoden des Genfer Sees (1902) von den Kernen der einzelnen Formen gibt, ich habe das selbst an verschiedenen großen Amöbenarten feststellen können.[1])

„Die Kenntnis der Entwicklung ist das erste Postulat der Protozoenforschung“ (Schaudinn 1903). Insbesondere für die Entscheidung der Frage, ob ein amöboider Organismus als echte Amöbe anzuerkennen ist oder nicht, gibt uns nur die Kenntnis der Entwicklung sichere Anhaltspunkte. Wir werden es mit einer echten Amöbe zu tun haben, wenn sie sich in länger dauernder Zucht unverändert fortpflanzen läßt. Und das ist heute schon für eine größere Anzahl von Organismen bekannt. Damit ist zugleich die Berechtigung zur Erhaltung der Ordnung Amöbina (Ehrenberg) gegeben. Handelt es sich dagegen bei einer amöboiden Form nur um eine Etappe in der Entwicklungsgeschichte eines anderen Protozoons, dann muß früher oder später die Umwandlung eintreten. Denn sowohl Agameten als auch Gameten pflanzen sich im allgemeinen nicht oder nur kurze Zeit in der ihnen eigenen Form fort.[2])

Das sicherste Kennzeichen für eine Amöbensystematik ist die Kernteilung. Die sehr charakteristische geschlechtliche Fortpflanzung kommt zu selten zur Beobachtung und

---

[1]) Ich will durch diese Bemerkungen die großen Verdienste Penard's in keiner Weise schmälern. Ich weiß aus eigener Erfahrung, daß man bei längerer Beschäftigung mit Amöben sich den nötigen Blick für das Charakteristische der einzelnen Formen bald aneignet. Aber dazu gehört Zeit und viel Material zu Vergleichszwecken; und beides hat nicht jeder. Es handelt sich darum, Kennzeichen zu geben, die es auch dem Fernerstehenden ermöglichen, eine Form annähernd richtig zu bestimmen.

[2]) Wenn nun Jollos (1910) für die kleinen, als „Schwärmer“ von *Gymnodinium* bezeichneten Flagellaten eine Schwärmperiode von 3 Wochen feststellen konnte, so ist das etwas befremdlich, auch wenn man annimmt, daß es sich um eine metagame Generation handelt. Er gibt leider nicht an, ob sich nun alle „Schwärmer“ in Gymnodinien umwandelten oder ob beide Formen nebeneinander fortbestanden. Er sagt nur, daß sie nach 4—5 Wochen in großer Zahl vorhanden waren. Cytologisch konnte er die Umwandlung der Gymnodinien in die Schwärmer

scheidet deshalb im allgemeinen bei der Aufstellung einer Diagnose aus. Daneben müssen wir uns heute freilich noch bei einer ziemlich großen Zahl mit äußerlichen Merkmalen begnügen. Für die größeren Formen und vor allem für die Amöben mit Pellicula reicht eine gute Beschreibung, die aber genaue Bilder vom ruhenden Kern geben muß, im allgemeinen aus.

Wie steht es nun mit folgender Angabe Doflein's (1907) über *Amoeba vespertilio*? Er sagt: „Es hat also diese Amöbe viel weniger eine typische Form als z. B. *Amoeba proteus*, welche wohl unter den einkernigen Amöben die bestdefinierte Art ist. Ja, wir sehen bei längerer Kultur sie Formen annehmen, welche sie zahlreichen der früher von verschiedenen Autoren beschriebenen Amöben sehr ähnlich erscheinen läßt" (nämlich *Amoeba verrucosa, radiosa, polypodia, limax* und *guttula*). Die *Radiosa*-Form habe ich oben als „Schwebform" gedeutet, „die *Verrucosa*-Form der Fig. E" bei Doflein (die übrigens nicht der typischen *Amoeba verrucosa* entspricht!) findet man auch bei der von mir untersuchten *Amoeba lamellipodia*, die der *Amoeba vespertilio* sehr ähnlich zu sein scheint. Es handelt sich dabei stets um Tiere, die sich an der Unterlage befestigen (näheres s. S. 77 und Textfig. 4 a). Zustände, die an *Amoeba limax* gemahnen, findet man nach meinen Beobachtungen bei jeder längere Zeit in bestimmter Richtung fließenden Amöbe, ausgenommen ist vielleicht *Amoeba proteus* u. ä.[1]) Aus der *Limax*-Form kann leicht bei Abrundung des Hinterendes etwas Ähnliches wie die *Amoeba guttula* entstehen. Jedenfalls geht doch aus der ganzen Darstellung Doflein's hervor, daß derartige Zustände nur vorübergehend auftreten.

---

nicht verfolgen. Ich denke aber, daß er es versucht hat, als die ersten kleinen Flagellaten auftraten. Es findet sich auch an dieser Stelle keine Angabe darüber, ob alle Gymnodinien in jenen Kulturen in die Schwärmerform übergingen. Es sind also noch einige empfindliche Lücken vorhanden. Ich persönlich neige mehr der Annahme zu, daß die typischen Gymnodinien nach den 3 Wochen in encystiertem Zustande in die Kulturen eingeschleppt wurden und dann die Flagellaten allmählich verdrängten. Daß sie anfangs etwas kleiner waren als die gewöhnlichen Formen, widerspricht dieser Annahme nicht; denn aus Cysten geschlüpfte Tiere sind zunächst stets kleiner als normale.

[1]) Man vergleiche hierzu Rhumbler (1905): „Die Eigenschaft, während der Lokomotion in bestimmter Richtung langgestreckte, blatt-, tränen- oder wurmförmige Gestalt annehmen zu können, ist unter den verschiedenartigsten Amöben weit — ich möchte sogar glauben „allgemein" — verbreitet. Ich werde in Zukunft die betreffenden zeitweisen Gestaltungszustände als „Wanderformen" oder Wanderzustände der Amöben bezeichnen, denn sie dienen offenbar dazu, die Amöbe so rasch als möglich vom Orte kommen zu lassen. Es unterbleibt jede Pseudopodienbildung nach wechselnden Seiten, die nur Zeitverlust brächte, die ganze

Es heißt daher die Sachlage vollkommen verkennen, wenn Schepotieff (1910) auf Grund der Angaben Doflein's folgert: „Wir werden demnach so bekannte und so lange Zeit als selbständige und typische Amöbenarten aufgefaßte Formen wie *A. limax*, *A. polypodia* und *A. radiosa* nur als Umwandlungsstadien anderer Arten bezeichnen dürfen." Mir scheint, Schepotieff kennt nicht eine davon aus eigener Anschauung. Es hat wohl keinen Zweck, den Vorschlag zn diskutieren, alle Amöben (auch die Gattung *Entamoeba*!) vorläufig nur in eine größere, mehr oder weniger heterogene Gruppe, zu einer Ordnung, den „Amoebozoa", zu vereinigen. Nur auf einiges möchte ich noch hinweisen:

Für den Entwicklungsgang der „Amöbozoen" soll charakteristisch sein „der Generationswechsel mit der Schwärmergeneration (flagelloide Stadien)." Das ist ausgerechnet für einen Fall beschrieben, von Schaudinn (1896) bei der *Paramoeba eilhardi* und zudem bis heute nicht bestätigt. Was Schepotieff als „Entwicklungsgang" aneinanderreiht, kann auf keinen Fall für seine Behauptung angeführt werden. Es fehlt überall die Hauptsache: der Zusammenhang. Warum bildet Sch. die neuentstandenen Sekundärkerne nicht in der gleichen starken Vergrößerung ab wie die Stücke des Chromidiums in Fig. 23 u. 24? Die „Kerne" der Fig. 21 wirken jedenfalls nicht überzeugend. Aber vor allem: es fehlt die Umwandlung der „Anlagen der Schwärmsporen" (Fig. 25 u. 26) in die eingeißeligen Gameten; es fehlt die gerade hier sehr notwendige Beobachtung am lebenden Objekt. Ebensogut könnte man bei Betrachtung der Fig. 25 u. 26 auf den Gedanken kommen, daß wie bei *Amoeba proteus* (Scheel 1899) eine agame Vermehrungscyste vorliegt, aus der nicht Flagellaten, sondern Amöben kröchen. Weiterhin fehlt ein Beweis für die Copulation der „Gameten". Sch. sagt: „Die Copulation der Schwärmer wurde von mir nicht unmittelbar(!) beobachtet. Es wurden aber am Boden des Uhrglases, wo alle Isogameten aufbewahrt wurden und wo die Zygoten auftraten, manchmal besondere Körperchen beobachtet, die zwei dicht nebeneinanderliegende Kerne besaßen und keine Geißeln hatten". Diese Zygoten sollen sich darauf encystieren und aus den Cysten sollen einkernige Amöben kriechen, die Sch. als *Amoeba flava* identifizierte. Um seinen Argumenten etwas größere Beweiskraft zu geben, hat Sch. hier durch die angewandte Vergrößerung den Augen des Lesers den Übergang

Amöbe fließt wie ein einziges Pseudopodium in bestimmter Richtung." Es ist möglich, daß Rhumbler auch bei *Amoeba proteus* Wanderzustände beobachtet hat. Seine Angaben darüber macht er allerdings „mit aller Reserve".

von einem Stadium zum folgenden etwas erleichtert: er hat nämlich die nichtencystierte „Zygote“ bei 968facher, die encystierte jedoch bei 365 bzw. 400facher Vergrößerung gezeichnet. — Wie sich die einkernigen Amöben in die vielkernigen umwandeln, bleibt dem Leser vorbehalten sich auszudenken.

Ich muß daher den „Entwicklungsgang“ der *Amoeba flava* als höchst unwahrscheinlich bezeichnen und kann im besten Falle als Ergebnis der Arbeit die Feststellung betrachten, daß eine vielkernige Amöbe nach Auflösung ihrer Kerne zu einem Chromidium daraus Sekundärkerne gebildet hat. Doch läßt, wie gesagt, auch das zu wünschen übrig.

Schepotieff hat sich die Sache sehr leicht gemacht, das geht auch aus folgenden Feststellungen hervor:

1. S. 501 schreibt er: „Die Umwandlung von *A. proteus* in die *Radiosa*-Form hat auch Calkins (1905) beobachtet“. Das steht zwar in der Zusammenfassung „aller bisher gemachter Beobachtungen“, aber gerade diese Beobachtung stammt nicht von Calkins, sondern von Carter (1856)!

2. S. 496 behauptet Sch., daß Vahlkampf den Zerfall vielkerniger encystierter Amöben in zahlreiche einkernige Teilungsstücke beobachtet habe, die sich unmittelbar in einkernige Amöben umgewandelt hätten. — Ich habe in der citierten Arbeit nichts finden können, was darauf hinwiese, vielmehr sagt Vahlkampf S. 182 ausdrücklich: „Ich will nur nochmals hervorheben, daß ich eine multiple Teilung innerhalb der Cyste bei *Amoeba limax* nicht beobachtet habe. Nur ein einziges Mal habe ich eine Cyste mit zwei Kernen gefunden.“ Ob hier Sch. nur die Besprechung der Resultate von Zaubitzer gelesen hat oder wie er sonst zu seiner Behauptung gekommen ist, lasse ich dahingestellt.

Aus den soeben beendeten Erörterungen dürfte hervorgehen, daß die Resultate, zu denen Schepotieff in seinen „Amöbenstudien“ gekommen ist, nur mit Vorbehalt bei theoretischen Betrachtungen zu verwerten sind.

3. Beschreibung der einzelnen Arten und ihre Kern- und Körperteilung; Literatur.

a) *Amoeba verrucosa* Ehrbg.

(Tafel 4.)

Diese größte Amöbe, deren Teilung ich verfolgen konnte, fand Herr Geheimrat Hertwig in der Kiemenhöhle einer verendeten Kaul-

quappe. Sie saß dort in einem dichten Filz von Pilzfäden, die ihr zusammen mit Bakterien zur Nahrung dienten. Es handelt sich nicht um einen Parasitismus der Amöbe, da sie ja nicht von Gewebsbestandteilen der Kaulquappe sich nährte, sondern nur die parasitierenden Pilzhyphen und Bakterien verzehrte. Außerdem würde allein die Tatsache, daß ich die Tiere mehrere Monate lang in Wasser weiterzüchtete, dafür sprechen, daß wir es mit freilebenden Formen zu tun haben.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Geheimrat Hertwig nochmals meinen herzlichsten Dank aussprechen, daß er mir eine Erweiterung meiner Studien ermöglichte, indem er mich auf diese schöne Form aufmerksam machte und mir Material davon überließ. Später fand ich dann in Pilzrasen, die sich in der Ablaufrinne von Aquarientischen gebildet hatten, dieselbe Amöbe in großen Mengen wieder und zwar in Gesellschaft mit *A. terricola* Greeff und *A. vesiculata* Penard. Es war mir daher möglich, diese drei Formen direkt miteinander zu vergleichen und ich muß Penard recht geben, daß es sich dabei sicher um drei ganz verschiedene Arten handelt. Das geht vor allem aus dem Bau der Kerne hervor. Ich kann es daher nicht verstehen, daß Grosse-Allermann (1909) gerade diesem nach meiner Meinung wichtigsten Bestimmungsmerkmale keine ausschlaggebende Bedeutung zukommen lassen will. Leidy (1879), auf den er sich dabei stützt, hat sicher unter dem Namen von *A. verrucosa* drei verschiedene Arten beschrieben und abgebildet, nämlich *A. terricola*, *A. verrucosa* (*sphaeronucleolus?*) und *A. striata*.

Ich will zunächst eine Beschreibung der von mir untersuchten und als *A. verrucosa* bezeichneten Amöbe geben und komme später noch einmal auf die verwandten Formen zurück.

Das Plasma der Amöbe ist vollkommen farblos, nur in alten, vernachlässigten Kulturen, in denen sie sich hauptsächlich von Diatomeen nährt, nimmt sie einen leicht bräunlichen Ton an. Ecto- und Entoplasma sind scharf getrennt (Fig. 1). Das Ectoplasma ist im Leben vollkommen hyalin, an seiner Oberfläche ist es mit einer anscheinend ziemlich dicken Pellicula bedeckt. Diese legt sich ständig in Falten und gibt dem Tier ein sehr charakteristisches Aussehen. Die Pellicula von *A. terricola* ist offenbar noch dicker, weshalb bei ihr die Faltenbildung noch stärker hervortritt, die von *A. vesiculata* scheint sehr dünn zu sein, dafür spricht vor allem ihre große Beweglichkeit, während *A. verrucosa* ziemlich träge ist. Freilich ist es nicht so schlimm, daß man wie Rhumbler (1898) von einer „unerträglichen Langsamkeit“ sprechen könnte. *A. terricola* bewegt sich

jedenfalls noch weniger lebhaft als *A. verrucosa*. Trotzdem glaube ich nicht, daß Rhumbler *A. terricola* zu seinen Untersuchungen verwendet hat, wie Penard annimmt. Über die rollende und fließende Bewegung habe ich schon oben S. 36ff. gesprochen. Das Entoplasma ist dicht mit feinen, stark lichtbrechenden Granulationen erfüllt, es enthält gewöhnlich im Hinterende eine große kontraktile Vacuole, die durch Zusammenfließen einer größeren Zahl einzelner Anlagen entsteht (Fig. 1). Besonders charakteristisch für *A. verrucosa* ist ihr Kern, der im Leben sehr deutlich sichtbar ist, was auch Gruber (1894) betont. Er ist von einer doppelt konturierten Membran umgeben und ist im Ruhezustande kuglig oder etwas oval, kann aber bei der Bewegung stark deformiert werden. Überhaupt wird der Kern der Pellicula-Amöben ständig durch die Plasmaströme im Körper herumgeschoben und ihm dabei ziemlich übel mitgespielt. Ganz besonders schlimm ergeht es in dieser Hinsicht dem Kern von *A. vesiculata*, der immer wieder zwischen den Vacuolen des Entoplasmas gequetscht und gezogen wird, sodaß er jeden Augenblick fast eine andere Form hat. Der Kern der *A. verrucosa* enthält einen großen runden oder ovalen Binnenkörper, dessen Zusammensetzung aus feinen Kügelchen sehr deutlich ist, wie es auch Fig. 1 zeigt. Neben dem Binnenkörper findet man noch ein oder auch zwei homogene kuglige Gebilde, die viel weniger lichtbrechend sind als die Chromatinpartikelchen des Binnenkörpers und daher leicht der Beobachtung entgehen können. Es handelt sich um Nucleolen, von denen später noch die Rede sein soll. *A. verrucosa* frißt alles, was ihr in den Weg kommt: Bakterien, einzellige grüne Algen, Diatomeen, Rotatorien, die manchmal so groß sind, daß sie nur von einer dünnen Schicht Plasma umgeben werden können. Trotzdem habe ich nie beobachten können, daß die Amöbe einen derartigen unbequemen Nahrungskörper wieder ausgestoßen hätte. Vielmehr bleibt sie, wenn er gar zu groß ist, ruhig liegen bis sie ihn zum Teil verdaut hat und er dadurch etwas geschrumpft ist, dann schleppt sie ihn beim Herumkriechen in eine große Vacuole eingeschlossen (Fig. 1 Na) mit sich fort. Pilzfäden und Fadenalgen rollt sie in der Weise auf, wie es Rhumbler beschrieben hat. Ich habe den Vorgang oft beobachten können. Die Größe der *Amoeba verrucosa* ist recht verschieden: Länge 45—120 μ, Breite 30—80 μ; die während der Teilung abgekugelten Tiere messen 45—70 μ, meist 60 μ.

Ich glaube, daß diese Amöbe mit der von Ehrenberg (1838) als *A. verrucosa* beschriebenen identisch ist, wenigstens gibt Ehrenberg an, daß er „anfangs in einigen, später in allen Individuen einen runden

drüsigen, ansehnlich großen Körper" sah, den er für eine männliche Samendrüse hielt. Er meint damit offenbar den Kern, dessen Binnenkörper schon mit einer Drüse verwechselt werden kann wegen der feinen Körnelung, die ihm die Chromatinpartikelchen verleihen, aus denen er sich aufbaut. Leidy scheint die gleiche Amöbe vorgelegen zu haben, wenigstens erinnern die Kerne, die er in Fig. 30—32 u. 36 zeichnet, an den Bau des Kerns, wie ich ihn oben schilderte.

Mit der Beschreibung, die Mereschkowsky (1879) von seiner *A. verrucosa* gibt, läßt sich gar nichts anfangen; ebenso sind die Angaben von Cash and Hopkinson (1905), die offenbar die Amöbe nicht aus eigner Anschauung kennen, von geringem Wert. Sie stehen noch ganz auf dem Boden von Leidy, denn sie sagen: „These animals are subject to great variation." Ihre Größenangabe bewegt sich zwischen 200 und 350 μ, was zwar für *A. terricola* richtig ist, aber nicht für *A. verrucosa* gilt. Ganz falsch ist aber, was sie am Schlusse vorschlagen: „We consider it safer to make *A. terricola* synonymous with the original *A. verrucosa* of Ehrenberg." Den Kern von *A. terricola* hätte Ehrenberg sicher nicht für eine Samendrüse gehalten.

Die einzigen, die eine genauere Kenntnis von der Gruppe der Pelliculaamöben haben, sind Greeff und Penard. Beide beschreiben eine Form, die Greeff (1891) *A. sphaeronucleolus* [1]) genannt hat, die kleiner als *A. terricola*, in der Regel völlig farblos und charakterisiert ist durch ihren „von den beiden anderen wesentlich verschiedenen Nucleus". Dieser enthält „einen einzelnen großen, sphärischen Nucleolus, stark chromatisch und einige kleine Vacuolen tragend", Dieser Nucleolus kann — und darin stimmt mit Greeff, Penard (1902, 1905) überein — „in eine größere Anzahl kleinerer Kugeln" zerfallen, außerdem kann er nach Penard eine große zentrale Vacuole aufweisen. Die Größe gibt Penard auf 100—150 μ an, die Pellicula soll sehr fein sein. Das alles paßt zum großen Teil auch auf meine Amöbe, niemals jedoch konnte ich einen Zerfall des Binnenkörpers beobachten, der sich nach der Schilderung der beiden zuletzt genannten Autoren bei *A. sphaeronucleolus* ziemlich häufig finden dürfte. Ich kann daher meine Amöbe nicht mit ihr identifizieren, glaube aber, daß die Ähnlichkeit des Binnenkörpers mit der von Ehrenberg geschilderten „Samendrüse" genügt, um sie

[1]) Wenn in der Mitteilung Greeff's von 1891 „*sphaeronucleosus*" steht, so ist das wohl nur ein Druckfehler, nicht, wie Penard (1902) daneben noch vermutet, eine falsche Konstruktion an Stelle von „*sphaeronucleosa*".

als *Amoeba verrucosa* zu bezeichnen und damit endlich diesen bisher so vagen Begriff mit einem bestimmten Inhalt zu erfüllen.

Die Diagnose von *Amoeba verrucosa* lautet dann: Protoplasma farblos, durchsichtig, Ecto- und Entoplasma deutlich getrennt, Ectoplasma hyalin, Entoplasma fein granuliert. Pellicula ziemlich dick, bei Bewegung Längsfalten bildend, bisweilen Schopfbildung am Hinterende. Kern deutlich sichtbar, kugeliger oder ovaler Binnenkörper aus kleinen Chromatinkügelchen, die ihm ein feinkörniges Aussehen geben, daneben ein oder zwei schwach lichtbrechende, schwer sichtbare Nucleolen. Kontraktile Vacuole groß, in Einzahl, entsteht aus kleineren einzelnen Anlagen. Größe 45—120 μ.

Die Angabe von Doflein (1909), daß *A. verrucosa* „gelblich durchsichtig sein könne, trifft nur in Ausnahmefällen zu. Ich muß ihm widersprechen, wenn er sagt, daß die Pseudopodien eckig oder kantig seien (man vergleiche dazu die vollkommen richtige Figur 33 bei Leidy), ebenso gibt das Schema auf S. 27 von Doflein nicht die charakteristische Form, die Pseudopodien sind viel mehr abgerundet. Dagegen muß ich Doflein beistimmen, wenn er sagt: „Über die Fortpflanzung von *A. verrucosa* ist nichts bekannt, nicht einmal die gewöhnliche Zweiteilung von Protoplasma und Kern ist beschrieben".

Was Gruber (1894) als Teilungsstadium von *A. verrucosa* bezeichnete, bezieht sich nicht auf diese. Das geht aus einem Vergleich meiner Abbildungen mit der Schilderung Gruber's hervor. Während ich immer einen großen kompakten Körper im Innern des Kernes fand, gibt Gruber an, daß „das Morulit" (wie er den Binnenkörper nennt) verschwunden sei „und statt dessen nur einige kleine schwach gefärbte Chromatinkörnchen vorhanden" gewesen seien, „die im ungefärbten Teil des Kerns zerstreut lagen". Es scheint, daß sich in seinen Kulturen außer der *Amoeba verrucosa* noch andere Pelliculaamöben, etwa *A. vesiculata*, befanden, die einen Kern mit fein verteiltem Chromatin besitzen.

Das Entoplasma zeigt in gut fixierten Präparaten eine unregelmäßig wabige Struktur, ähnlich wie es Schubotz (1905) für *Amoeba proteus* beschrieben hat. Flüssigkeitsvacuolen von verschiedener Größe sind darin verteilt. Außerdem finden sich in wechselnder Zahl und Größe Kugeln, die sich stark mit Boraxkarmin und Delafield's Hämatoxylin färben; bei den Eisenhämatoxylinpräparaten hatten sie stets nur einen grauen Ton, wohl eine Folge der starken Differenzierung. Im Leben sind sie als stark lichtbrechende Gebilde deutlich wahrnehmbar. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich sie den

„Eiweißkugeln“ gleichsetze, die von verschiedenen Autoren bei Amöben und Radiolarien beschrieben und durch Schubotz einer genauen Untersuchung unterzogen wurden. Ähnliche Gebilde scheinen die stark färbbaren „Bütschli'schen Kugeln“ zu sein, die Lauterborn (1896) bei Diatomeen fand. Alle diese Zelleinschlüsse stellen offenbar Reservestoffe dar. Meyer (1904) hat die Ansicht ausgesprochen, daß es sich dabei um das bei Bakterien, Pilzen und Algen weit verbreitete Volutin, eine Nucleinsäureverbindung, handelt. Reichenow (1909) schloß sich ihm an; er erblickt im Volutin einen besonderen Reservestoff für den Kern, den „Regulationsstoff“ in dem Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma“.

Das Ectoplasma zeigt an günstigen Stellen eine feinwabige Struktur.

Im Kern, dessen Membran auch im gefärbten Präparat sehr deutlich hervortritt, findet man außer den schon beschriebenen beiden Bestandteilen, dem Binnenkörper und dem Nucleolus, noch einen dritten: ein achromatisches Reticulum. Es liegt auf allen fixierten Präparaten, die ich besitze, niemals der Kernmembran im ganzen Umkreis an, wohl ein Zeichen von Schrumpfung. Mit stärkeren Vergrößerungen erkennt man ein sehr feines und regelmäßiges Wabenwerk mit verdickten Knotenpunkten. Diese sind es wohl, die Gruber (1884) als „äußerst feine Körnchen“ im Kernsaft beschreibt und für „vorgebildete Chromatinteilchen“ hält. Der Nucleolus liegt stets im Reticulum eingebettet, wo er auch während der Teilung bleibt. Nach dem Verhalten gegenüber Farbstoffen schließe ich, daß er aus einer plastinartigen Substanz besteht. Denn er färbt sich mit Boraxkarmin nur ganz schwach und tritt durch sein homogenes Aussehen sehr scharf aus dem körnelig erscheinenden Reticulum hervor (Fig. 14—17, 18, 20—22, 26, 27). Der eigenartige durchsichtige Glanz, der ihm eigen ist, läßt sich in der Zeichnung nicht wiedergeben. Mit Delafield's Hämatoxylin färbt er sich gar nicht und ist dann nur schwer aufzufinden (Fig. 19), doch kommt einem auch hier jener Glanz und der homogene Bau zu Hilfe. Mit Eisenhämatoxylin dagegen wird er tiefschwarz (ich komme später noch einmal darauf zurück).

Der Binnenkörper endlich (Fig. 14) als der dritte Bestandteil des Kerns enthält das gesamte Chromatin. Für gewöhnlich zeigt er einen deutlich wabigen Bau mit gleichmäßigen Elementen. Die Knotenpunkte und von da aus ein Teil der Wabenwände sind mit Chromatin infiltriert. Das Gerüstwerk besteht offenbar aus Plastin und damit liegt auch hier, wie bei allen von mir untersuchten

Amöben, im Binnenkörper ein Amphinucleolus vor. Die gleichmäßige Wabenstruktur ist der typische Zustand, wenigstens deutet darauf das Aussehen des Binnenkörpers im Leben hin; immer bietet der Körnerhaufen, als der er dann erscheint, einen sehr regelmäßigen Anblick dar. Im fixierten Präparat findet man öfter ziemlich grobmaschige Binnenkörper, wobei die Waben verschiedene Größe zeigen können. Ich glaube derartige Bilder zum Teil der Fixierung zuschreiben zu können. Auch das in Fig. 15 abgebildete Stadium ist wohl ein Kunstprodukt, es fand sich hier im Zentrum eine dichte Infiltration mit Chromatin, die bei schwachen Vergrößerungen ein nucleolusartiges Gebilde vortäuschte. Mit stärkeren Systemen sieht man jedoch, daß dieser dichtere Bezirk in die mehr lockere Außenzone an einigen Stellen kontinuierlich übergeht. Keinesfalls handelt es sich um ein Centriol oder eine Sphäre, wie besonders die Teilung zeigt.

Den ersten Schritt dazu stellt Fig. 16 dar. Der Binnenkörper hat sich stark aufgebläht und das Wabenwerk ist zu groben Strängen zusammengeflossen, die eine netzartige Anordnung zeigen. Der ganze Körper ist in die Länge gestreckt und ähnelt einer kurzen Spindel, deren Oberfläche langgestreckte Polygone, meist unregelmäßige Sechsecke, umspinnen. Die längere Achse der Polygone ist in der Richtung der Längsachse der Spindel eingestellt. Die Entstehung dieses Gebildes müssen wir uns wohl in folgender Weise denken: Die Waben des Binnenkörpers fließen zu einem weitmaschigen Netz von Polygonen zusammen. Indem diese sich alle in einer Richtung strecken, wird aus der gefelderten Kugel ein spitzes Oval. Es handelt sich also um die Umordnung eines Maschenwerkes, wobei „die longitudinalen Züge ... sich auf Kosten der quer gerichteten vergrößern", ein Vorgang, der nach Hertwig (1898) auch die Streckung des Kernes der Actinosphärien während der Caryokinese bedingt. (NB. Es ist demnach die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die oben geschilderten grobmaschigen Binnenkörper am Anfang der Teilung standen.)

Das achromatische Netzwerk ist ebenfalls etwas in die Länge gezogen, sonst aber unverändert.

Dagegen sind in diesem Stadium zwei Plastinnucleolen vorhanden. Ich möchte darauf keinen Wert legen, zumal ich das nächste Stadium (Fig. 17) ebenfalls einmal mit zwei Nucleolen fand.

Fig. 17 zeigt die Teilung einen Schritt weiter. Man sieht noch die netzartige Anordnung der Fig. 16, aber das Chromatin ist schon zum größten Teil nach den beiden Polen abgeflossen und die da-

zwischen ausgespannten Netze sind mit reihenartig angeordneten Körnchen bedeckt. Es müssen bei diesem Vorgang ziemlich heftige Strömungen stattfinden, denn jedesmal sind die Plastinnucleolen in Mitleidenschaft gezogen, was sich deutlich in der langgestreckten Form ausdrückt. Das achromatische Reticulum liegt der Spindel in diesem Stadium dicht an und ist nur durch die feine Körnelung, die das ganze Gebilde hat, nachweisbar.

In Fig. 18 und 19 sind bei zwei verschiedenen Färbungen (Boraxkarmin und Delafield's Hämatoxylin) entsprechende Stadien abgebildet. Das Wesentliche ist, daß jetzt deutliche Spindelfasern zwischen den beiden Polkappen auftreten und daß sich alles Chromatin an den Polen angesammelt hat bis auf einen Rest, der eine Äquatorialplatte bildet. Diese besteht aus Chromosomen, welche bei schwacher Vergrößerung den Eindruck von Stäbchen machen; mit stärkeren Systemen lösen sie sich jedoch in hintereinandergereihte Körnchen auf.

Das achromatische Reticulum ist auf beiden Bildern nur an einigen Stellen deutlich sichtbar, im übrigen ist es der Spindel dicht angelagert. Der Nucleolus liegt von jetzt ab mehr oder weniger genau in der Mitte der Spindel (natürlich im achromatischen Reticulum!). Fig. 19 gibt außerdem Aufschluß über die Beschaffenheit der Polkappen (Delafield-Färbung, in gleicher Weise färbt Eisenhämatoxylin). Sie bestehen, was bei der Boraxkarminfärbung nicht so scharf hervortritt, aus Chromatin, das noch deutlich die inneren Partien einnimmt, und einer schwach färbbaren Substanz, wohl Plastin. Doch hat dieses Plastin offenbar eine andere Zusammensetzung als das des Nucleolus. Denn während dieser mit Eisenhämatoxylin ebenso schwarz wird wie das Chromatin, nimmt das Polkappenplastin nur einen braungrauen Ton an.

Die Äquatorialplatte teilt sich in zwei Tochterplatten; wie das erfolgt, habe ich nicht feststellen können, es liegt mir nur das in Fig. 20 dargestellte Stadium vor, das sonst nichts Besonderes gegenüber dem vorhergehenden aufweist.

Dagegen gibt Fig. 21 ein besonders klares Bild von dem Aufbau der Teilungsfigur. Die beiden Polkappen sind durch eine sehr deutliche Spindel verbunden, in der ich 12 Spindelfasern zählen konnte. Die Tochterplatten, die die Polkappen noch nicht erreicht haben, sind aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt, die wie Perlen auf den Spindelfasern aufgereiht sind. Wir haben demnach in diesem Falle sicher 12 Chromosomen. Auch die Äquatorialplatten und die übrigen Tochterplatten lassen auf 12 schließen. Die Pol-

kappen sind nach innen schräg abgestutzt, ihr Durchmesser beträgt etwa das Doppelte von dem der Spindel. Dadurch erhält der Teil, der aus dem Binnenkörper stammt, das Aussehen einer Hantel. Den Griff der Hantel, d. h. die Spindel, umlagert das achromatische Reticulum und bildet in der Fortsetzung der Hantelköpfe eine zweite Spindelfigur, die aber keine faserige Struktur aufweist. Hier sieht man besonders deutlich, daß der Plastinnucleolus im Reticulum liegt.

Unter weiterer Streckung wird jetzt die Mitte der Spindel allmählich durchgeschnürt (Fig. 22—24); dabei rücken die Tochterplatten bis direkt an die Polkappen heran. Diese bieten in Fig. 22 ein eigenartiges Aussehen dar. Man erhält bei hoher Einstellung eine Kappe, die die Kernspindel umfaßt, bei tieferer Einstellung kommt eine zweite zum Vorschein, die stark darüber hinausgreift und auch das Reticulum umkleidet. Offenbar ist hier das Reticulum ganz auf die eine Seite der Kernspindel gedrängt worden und daher wird der Teil der Polkappen, der die Spindel umfaßt, durch eine scharf ausgeprägte Furche von dem breiteren Teil abgesetzt, der das Reticulum umschließt.

Fig. 23 ist mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Man sieht besonders auf der linken Seite sehr deutlich die Chromosomen, die als fadenförmige Gebilde auftreten. Sie liegen direkt der Polkappe an, die sich hier hauptsächlich aus Plastin zusammengesetzt darstellt. Auf der rechten Seite ist das Verhältnis gerade umgekehrt: die Chromosomen sind viel chromatinärmer als die Polkappe. Die Spindelfasern sind nicht so deutlich, dafür erkennt man, daß sie durch parallel gestellte Wabenreihen vorgetäuscht werden.

Es ist hier der Ort, das Verhalten der Kernmembran nachzuholen. Sie bleibt als scharfe doppelte Kontur erhalten bis zum Stadium der Fig. 24, dann erst schnürt sie sich durch und trennt dabei zugleich das Reticulum.

Fig. 24 zeigt zum ersten Male keinen Plastinnucleolus, und ebenso habe ich in Fig. 25 vergeblich danach gesucht, dagegen tritt er bei der Wiederherstellung der ruhenden Kerne wieder auf (Fig. 26 u. 27), aber auch da war er nur in einem der beiden Tochterkerne zu finden. Ich glaube nicht, daß bei der Teilung ein Kern den alten Nucleolus erhält, während der andere ihn neubildet, sondern ich vermute, daß er bei oder kurz vor der Durchschnürung der Kernmembran aufgelöst wird. Leider habe ich versäumt, diese Frage am lebenden Tier zu entscheiden, obwohl das leicht möglich gewesen wäre.

Über die Bedeutung des Nucleolus läßt sich schwer etwas aussagen. Sein Verhalten gegenüber dem Eisenhämatoxylin macht es wahrscheinlich, daß er nicht allein aus Plastinsubstanz besteht, sondern noch andere Stoffe in gelöster Form enthält. Wie aus der Färbbarkeit mit Boraxkarmin und Delafield's Hämatoxylin hervorgeht, kann es sich dabei nicht um Chromatin handeln. Man tut einstweilen am besten, wenn man das Gebilde als Stoffwechselnucleolus auffaßt.

Die Umbildung der Tochterkerne zu den ruhenden Kernen ist sehr einfach, alles was aus dem Binnenkörper stammte, also Polkappen, Chromosomen und Spindel, zieht sich wieder zu einem zunächst rundlichen Körper zusammen. Das Reticulum hüllt diesen wie im Anfang von allen Seiten ein und der Nucleolus wird früher oder später neu gebildet.

Während der Teilung tritt eine Erscheinung auf, die ich im Anfang ganz übersehen hatte: es bildet sich außerhalb der Kernmembran eine Plasmastrahlung aus. Zum ersten Male konnte ich sie feststellen auf dem Stadium der Äquatorialplatte (vorher sieht man keine Spur davon) und zwar fand ich zwei sehr zarte Strahlungen vor (Fig. 18). Ich muß die Frage offen lassen, ob sie sich aus einem Strahlungszentrum entwickeln oder ob gleich zwei getrennte Sphären auftreten. Ich persönlich neige mehr der zweiten Annahme zu. Von Fig. 20—24 ist die Strahlung deutlich zu verfolgen, nach der Durchschnürung des Kerns ließ sie sich nicht mehr feststellen (Fig. 25). Oft ist die Kernmembran an der Stelle, wo die Sphäre ihr ansitzt, etwas spitz ausgezogen, besonders deutlich in Fig. 23; manchmal bildet sich dort eine kuppelförmige Aussackung (Fig. 21) und darin findet man dann eine stab- oder kugelförmige Verdichtung (Fig. 21 links). Oder die Verdichtung liegt in einer Eindellung der Kernmembran (Fig. 24 links), meist aber schien sie ganz frei im Protoplasma zu liegen. In einigen Fällen konnte ich im Zentrum der Strahlung keine Spur einer Verdichtung finden. Ich glaube nicht, daß ein echtes Centrosom vorliegt, wenigstens spricht dagegen außer der Variabilität der Gestalt sein Verhalten gegenüber dem Eisenhämatoxylin, mit dem es sich nur wenig stärker färbt als das umgebende Plasma (Fig. 23) und das rührt offenbar von seinem dichteren Bau her. Sehr schön sieht man besonders in der eben angeführten Figur den Aufbau der Strahlung aus radiär angeordneten Waben. Die Strahlung selbst ist nach meiner Meinung lediglich der Ausdruck von Diffusionsströmen, die entstehen, sobald der Kern sich energisch in die Länge streckt. Daher findet man

auch in Fig. 17 noch nichts davon, ebenso verschwindet die Sphäre, sobald die Tochterkerne zur Ruhe gekommen sind (Fig. 25). Keinesfalls liegen individualisierte Centrosomen vor wie bei den Metazoen.

Es bleibt jetzt nur noch das Verhalten des Plasmaleibes zu besprechen. Die Amöbe behält ihre typische Form bis zum Stadium der Äquatorialplatte, es gelingt daher auch nur bei ständiger Beobachtung eines vor der Teilung stehenden Tieres, die ersten Stadien zu erhalten. Dann kugelt sie sich ab, wie das Fig. 21 a und besonders gut Fig. 13 zeigt. Sie bietet dabei ein ganz charakteristisches Aussehen, wovon ich schon oben S. 45 f. sprach. Die Pseudopodien sind etwa gleichgroß und gleichmäßig gewölbt, außerdem stehen sie sehr dicht beisammen, so daß die Amöbe von Pseudopodien gleichsam starrt. Dabei sind die Pseudopodien keineswegs in Ruhe, ständig werden die einen eingezogen, während andere vorgebuchtet werden. Aber die Amöbe selbst bleibt ruhig an ihrem Platze liegen. Die beschriebene Gestalt behalten die Pseudopodien bei, während sich der Körper des Tieres allmählich in die Länge streckt und einschnürt, nur sind sie auf den späteren Stadien infolge der Vergrößerung der Oberfläche nicht mehr so zahlreich wie am Anfang. Größere Nahrungsballen werden zunächst in die Mitte genommen und dann einem Tochterindividuum zugeschoben. In Fig. 23 a handelt es sich um ein Rotator, das die Amöbe am vorhergehenden Tage aufgenommen hatte und seit dieser Zeit verdaute. Etwa auf dem Stadium der Fig. 25 ändert sich das Verhalten der Pseudopodien. Sie gehen immer mehr in die gewöhnliche Form über und indem sie an der Unterlage sich festsetzen, ziehen sie die Tochtertiere weit auseinander (Fig. 26 a). Der Verbindungsstrang reißt schließlich durch und ist bald von jeder der wegkriechenden Amöben eingezogen.

(Die Besprechung ähnlicher Formen der Kernteilung siehe bei *Amoeba tachypodia*, bes. S. 75 f.).

b) *Amoeba tachypodia n. sp.*

(Tafel 5.)

Diese Amöbe, die ich einstweilen als neue Art bezeichne, stammt aus einem Weiher in Possenhofen am Starnberger See. Sie gehört zu den *Limax*-Amöben im engeren Sinne (Typus *A. limax*), wie aus der Kernteilung deutlich hervorgeht (vgl. bes. Fig. 43—45). Die Zahl der Amöben, deren Kern in der Anaphase der Teilung die

zum ersten Male von Vahlkampf (1905) beschriebene charakteristische Figur eines Fadens mit angeschwollenen Endstücken und angelagerten Polkörpern zeigt, erhöht sich durch diese neue Form auf drei (*A limax*, *A. diplomitotica*, *A. tachypodia*). Wir haben es hier meiner Meinung nach höchstwahrscheinlich nicht mit Arten zu tun, sondern nur mit Varietäten einer und derselben Art: *A. limax*. Man würde also die vorliegende Amöbe besser als *A. limax*, var. *tachypodia* bezeichnen und entsprechend die von Aragão (1909) beschriebene als *A. limax* var. *diplomitotica*.

Penard (1902) vertritt ebenfalls die Ansicht, daß der Ausdruck *A. limax* „devrait être considéré non comme constituant une forme spécifique précise, mais comme représentant tout un groupe d'Amibes". Wenn seine Angaben richtig sind, dann schwankt die Größe der Varietäten innerhalb sehr weiter Grenzen; für die größten gibt er 100 μ an, dagegen mißt die von Vahlkampf untersuchte *A. limax* nur 3—4 μ; *A. diplomitotica* und *A. tachypodia* erreichen bis 40 bzw. 30 μ im langgestreckten Zustand.

Rhumbler (1905) meint, daß die von Vahlkampf untersuchte Amöbe eine Strohamöbe und nicht die *Amoeba limax* gewesen sei. Sicher haben beide Forscher verschiedene Amöben vor sich gehabt. Es dürfte sich dabei jedoch nicht um zwei verschiedene Arten gehandelt haben, sondern nur um verschiedene Varietäten der *Amoeba limax*. Die Fragestellung ist daher jetzt so: welche Varietät der *Amoeba limax* soll in Zukunft als *Amoeba limax s. str.* gelten? Es empfiehlt sich aus praktischen Gründen, die von Vahlkampf untersuchte Form als *Amoeba limax s. str.* beizubehalten. Sie ist die erste aus der Gruppe der *Limax*-Amöben, die uns genauer bekannt wurde und sie ist unter diesem Namen in einer großen Zahl von Arbeiten angeführt. Will man ganz genau gehen, so kann man sie ja als *Amoeba limax* var. *Vahlkampfi* bezeichnen.

A. tachypodia (Fig. 2—4) besitzt ein sehr dünnflüssiges Protoplasma. Ecto- und Entoplasma sind deutlich getrennt, das Ectoplasma erscheint vollkommen hyalin, das Entoplasma ist von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt. In alten Kulturen ist es gewöhnlich stark vacuolisiert. Es ist eine ziemlich ansehnliche kontraktile Vacuole vorhanden, die ihren Platz, ebenso wie der Kern, ständig ändert, meist aber liegen beide nahe beisammen. Die kontraktile Vacuole entsteht aus einer größeren Anzahl kleinerer Bläschen; ihre Pulsationsdauer schwankt im allgemeinen zwischen 40 und 50 Sekunden, einmal betrug sie nur 32. Der Kern ist im Leben gut sichtbar. Er enthält einen großen Binnenkörper; an der Innenseite der sehr

zarten Kernmembran bemerkt man eine schmale, schwach lichtbrechende ringförmige Zone, die, wie wir später sehen werden, das Außenchromatin enthält. Die Größe der Tiere beträgt 15—30 μ bei 8—14 μ Breite. Die zur Teilung abgekugelten Individuen haben einen Durchmesser von 13—15 μ, meist 14 μ. Die Bewegung ist außerordentlich lebhaft, die Amöbe zeigt daher fast jeden Augenblick eine andere Gestalt; Textfig. 3 mag davon einen schwachen

Textfig. 3. ZEISS homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Begriff geben; die einzelnen Stadien sind so schnell hintereinander gezeichnet als es anging. Auffällig für eine *Limax*-Amöbe ist die starke Pseudopodienbildung, wodurch das Tier bisweilen (Fig. 2) an eine *A. proteus* erinnert. Die Bildung eines Pseudopodiums macht einen eigenartigen Eindruck: das Ectoplasma bläht sich kugelförmig an einem Punkte hervor, im nächsten Augenblicke entsteht daneben eine zweite und oft noch mehr Hervorwölbungen, die zusammenfließen und so schließlich breitlappige Pseudopodien erzeugen, in die dann das Entoplasma sich ergießt. Die Pseudopodien entstehen bald hier, bald da im ganzen Umkreise des Körpers, die Richtung der Bewegung wechselt daher beständig. Nur in alten Kulturen traf ich die typische *Limax*-Form (Fig. 4), ebenso wenn die Tiere sich einen Tag oder länger unter mit Wachs umrandeten Deckgläsern befanden; in frischem Zustande nehmen sie höchstens vorübergehend eine langgestreckte Gestalt an wie in Fig. 3.

A. tachypodia bildet Schutzcysten, die meist ziemlich regelmäßige Kugeln darstellen (Fig. 5—7). Die Membran ist von einer Gallertschicht überlagert, mit der die einzelnen Cysten untereinander verkleben und dann oft zu ansehnlichen Haufen vereinigt sind, ähnlich wie es Vahlkampf für *A. limax* schildert. Die Größe der Cysten schwankt zwischen 10 und 11 μ; die meisten messen 10 μ.

An den fixierten Exemplaren treten die Vacuolen des Entoplasmas besonders schön hervor. Die Vacuolenwände besitzen deutlich wabigen Bau und erscheinen daher bei Betrachtung mit schwächeren Systemen fein getigert. Auch die Pseudopodien zeigen, besonders wenn sie breit auseinandergeflossen sind, eine zierliche und regelmäßige Wabenstruktur. Der Kern setzt sich deutlich vom Entoplasma ab, er scheint von einer sehr feinen Membran umschlossen zu sein. An ihrer Innenseite befindet sich meist eine einzige Lage von Chromatinkugeln, die ziemlich gleichmäßig rund und auch etwa gleich groß sind. Die regelmäßige Anordnung dieses „Außenchromatins", wie es im folgenden bezeichnet werden soll, wird manchmal durch Verschiebung der einzelnen Kügelchen etwas gestört (Fig. 28). In der Mitte ist, durch Lininfäden mit dem Außenchromatin verbunden und offenbar durch sie in seiner Lage fixiert, ein großer Binnenkörper. Außerdem sind die einzelnen Außenchromatinkugeln miteinander durch Lininfäden verbunden. Bei stärkerer Differenzierung erhält man vom Binnenkörper Bilder wie Fig. 28a u. b: in einer schwächer färbbaren Grundsubstanz von Plastin sind stark färbbare Chromatinkugeln eingelagert. Der Binnenkörper stellt also einen Amphinucleolus dar. Die Hauptmenge des Chromatins nimmt die Peripherie ein; im Centrum sieht man meist mehrere Brocken (Fig. 28a), zuweilen aber erhält man Bilder wie Fig. 28b: das zentrale Chromatinkügelchen ist mit den sechs im optischen Schnitt sichtbaren peripheren durch stärker färbbare Fäden verbunden und ergibt so die bei Protozoenkernen (besonders bei Trypanosomen) bekannte zierliche Sternfigur. Ein Centriol habe ich weder im ruhenden Kern noch bei der Teilung beobachtet. Wohl aber kann ein Kern, der wie Fig. 28b gebaut ist, bei schlechter Fixierung und Färbung ein Centriol vortäuschen.

Die Teilung des Kernes wird außer durch eine Vergrößerung des Binnenkörpers dadurch eingeleitet, daß sich das Außenchromatin in der einen Kernhälfte sammelt und dem Binnenkörper als Kalotte aufliegt. Die Chromatinkügelchen sind meist in 3—4 konzentrischen Kugelschalen angeordnet (Fig. 29). Der Binnenkörper streckt sich nun in die Länge (Fig. 30) und wird von der Seite aus, an der das

periphere Chromatin liegt, eingebuchtet (Fig. 31). (In dieser Figur vermißt man übrigens die regelmäßige Anordnung des Außenchromatins.) In Fig. 32 u. 33 ist die einseitige Einschnürung des Binnenkörpers weiter fortgeschritten, die Körner des Außenchromatins sind deutlich in Reihen angeordnet und die einzelnen Kugeln sind durch Lininfäden verbunden. Selbstverständlich ist immer ein größerer Teil der Reihen durch den Binnenkörper verdeckt. Darauf weist Fig. 34 hin, die ein mit Fig. 33 identisches Teilungsstadium wiedergibt. Nur sieht man den Kern nicht von der Seite, sondern von oben, also um 90° gedreht. Erst wenn der Binnenkörper geteilt ist, tritt das gesamte Außenchromatin wieder zutage (Fig. 35). Man erkennt noch deutlich an der Zuspitzung die Stelle, an der die beiden „Polkörper", wie ich nach dem Vorgange Vahlkampf's (1905) die Teilhälften des Binnenkörpers nennen will, früher zusammenhingen. Der Kern ist gegenüber den Stadien Fig. 30—33 um 90° gedreht!

Somit ist schließlich ein Bild entstanden, das große Ähnlichkeit mit einer typischen Spindel zeigt. In den Fällen, wo sie besonders klar ausgebildet war, konnte ich immer acht Lininfäden mit darauf angeordneteu Chromatinkugeln zählen.

Differenziert man die bisher beschriebenen Stadien stärker, so findet man in den entstehenden Polkörpern die beiden im ruhenden Binnenkörper enthaltenen Bestandteile Chromatin und Plastin. Niemals aber ließ sich ein Centriol oder eine Centrodesmose nachweisen. Und das müßte doch gerade auf diesen Stadien seine Tätigkeit entfalten! Die Fig. 29a, 30a, 33a u. 35a mögen dafür zum Beweis dienen.

Zur Bildung einer Äquatorialplatte kommt es nicht. Es erscheint mir ausgeschlossen, daß ich dieses Stadium übersehen hätte, da ich gerade die Anfangsstadien der Teilung sehr häufig zu Gesicht bekam. Und wenn man in Fig. 37 ein Paar „Tochterplatten" vor sich sieht, so sind diese keineswegs in der üblichen Weise durch Spaltung einer Äquatorialplatte entstanden. Wenn man die Fig. 37 ff. mit den vorhergehenden vergleicht, so fällt die starke Chromatinzunahme sofort auf. Es erscheint mir daher wahrscheinlich, daß die einzelnen Kügelchen sich durch Teilung vermehren und daß in Fig. 36 u. 37 dieser Prozeß gerade einsetzt. Fig. 38 ist schon bedeutend chromatinreicher als Fig. 37. Spindelfasern sind von jetzt ab nicht mehr vorhanden, dafür färbt sich die ganze Spindel schwach diffus (Fig. 38 u. 39).

Damit sind die Veränderungen noch nicht beendet, die der Kern erleidet, er befindet sich in der Periode seiner stärksten

Tätigkeit während der ganzen Teilung. Die Polkörper beginnen sich aufzulockern, manchmal schon im Stadium der Fig. 33, in der Regel erst später (Fig. 37). Sie werden stark vacuolisiert (Fig. 40) oder zeigen wie in Fig. 38 u. 39 deutlich einen Aufbau aus einzelnen Chromatinkügelchen in einer Plastingrundlage. Die vorher so scharfe Sonderung des Außenchromatins von dem des Binnenkörpers kann sich dabei stark verwischen, wie besonders in Fig. 38. Es ist hier die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß von den Polkörpern ein Abfluß des Chromatins nach der Mitte zu stattfindet. Ich persönlich glaube nicht, daß es der Fall ist, zumal später die Trennung gewöhnlich wieder sehr deutlich wird. Sollte aber trotzdem eine Mischung der beiden Chromatinbestandteile eintreten, dann muß es ein gegenseitiger Austausch sein, denn in den Endstadien finden wir das gleiche Massenverhältnis wieder wie im Anfang.

Den eigenartigen „Zerfall" der Polkörper erkläre ich mir dadurch, daß sie einen großen Teil ihrer achromatischen und Nucleolarsubstanz (Linin und Plastin) an die Spindel abgeben. Darauf deutet deren diffuse Färbung hin, die vorher nicht zu bemerken ist. Das Plastin dient dann im späteren Verlauf als Kittsubstanz, während das Linin gemeinsam mit ihm das aktive Element für die Teilung darstellt.

Die nun folgenden Veränderungen des Chromatins zwischen den Polkörpern geben die Fig. 39—43 deutlich wieder. War es in Fig. 38 noch gleichmäßig über die Spindel verteilt, so zieht es sich in Fig. 39 zunächst etwas mehr von den Polkörpern zurück, dazu tritt dann in Fig. 40 das Streben nach einer Vereinigung in der Mittellinie. Der Prozeß ist in Fig. 41 schon weiter fortgeschritten und in Fig. 42 sind dann auch die beiden äußeren Körnchenreihen nach der Mitte gerückt. Noch aber sieht man deutlich den Aufbau aus einzelnen Brocken. Die Fig. 43 zeigt davon nur noch in der oberen Hälfte eine leichte Andeutung in ein paar Knötchen des feinen Verbindungsfadens. Das Chromatin ist jetzt — wahrscheinlich unter Mitwirkung von achromatischer Substanz, wovon oben die Rede war — zu einem kompakten „Zwischenkörper", wie ich der Kürze halber das Gebilde nennen will, verschmolzen. Zugleich mit diesem Verbacken zu einem dicken Strang geht ein Abströmen des Chromatins vor sich und zwar nach den Polen zu (Fig. 41 ff.). Der Verbindungsstrang bekommt dadurch an seinen den Polkörpern benachbarten Enden konische Anschwellungen, und außerdem löst sich aus diesen das Chromatin in Form von Kügelchen los und erfüllt zunächst den Zwischenraum zwischen den Polkappen und den

Anschwellungen (Fig. 41—43). Dann tritt es in den freien Kernraum hinaus, wie es die Fig. 44—47 deutlich zeigen.

Inzwischen hat sich die ganze Teilungsfigur stark in die Länge gestreckt, der Verbindungsfaden in der Mitte ist dadurch sehr zart geworden, und in Fig. 45 ist das Chromatin seiner Plastingrundlage offenbar schon vorausgeeilt, wie man an der schwächeren Färbung des Mittelteils sieht. Immer nimmt bei der Streckung der Faden eine geschlängelte Form an, die für die Amöbe direkt charakteristisch ist (Fig. 43—45).

Man erhält auf diesen letzten Stadien deutlich den Eindruck, daß der Zwischenkörper, der sich jetzt wahrscheinlich im Gelzustande befindet, eine stemmende Wirkung entfaltet. Besonders weisen darauf die Windungen des Fadens hin, die durch den Widerstand des Plasmas hervorgerufen werden, das nicht im gleichen Tempo auseinanderweicht wie der Zwischenkörper wächst.

Schließlich reißt dann die Mitte durch und damit sind die beiden Tochterkerne gebildet, deren weitere Umbildung die Fig. 46 u. 47 zeigen. Im Anfang ließ ich mich durch die Fig. 46 zu der Annahme verleiten, daß nur ein Teil des Zwischenkörpers für das neue Außenchromatin verwendet würde und daß der andere mit dem Polkörper zu dem neuen Binnenkörper verschmölze. Doch zeigt Fig. 47, die nach einem stärker differenzierten Präparat gezeichnet ist und bei der der Prozeß schon weiter fortgeschritten ist, daß das ein Irrtum war. Man sieht die Polkappen den Bau des ruhenden Binnenkörpers annehmen, entsprechend den Fig. 28a u. b. Der Rest des Zwischenkörpers ist deutlich von ihm getrennt, stellt ein ganz kompaktes Gebilde dar und liegt in einer dichten Wolke von Chromatinkügelchen, die das neue Außenchromatin darstellen. Von hier bis zum typischen ruhenden Kern ist nur noch ein kleiner Schritt.

Betrachten wir den Mechanismus der Kernteilung im Zusammenhang, so sehen wir das Außenchromatin zunächst passiv dem Einfluß des Binnenkörpers folgen, dann aber tritt es selbst aktiv auf und schiebt nun seinerseits den Binnenkörper vor sich her. Es ist mir wahrscheinlich, daß das eigentlich tätige Element, die achromatische Substanz, auch in dieser zweiten Periode dem Binnenkörper entstammt, so daß dieser tatsächlich die ganze Kernteilung verursacht. Er ist das Äquivalent des Centrosoms der Metazoen.

Ich habe jetzt noch zweierlei nachzuholen: das Verhalten der Kernmembran und die Teilung des Zellplasmas. Die Kernmembran

bleibt während der ganzen Teilung bis zum Stadium der Fig. 43 erhalten, erst in Fig. 44, zugleich mit dem Eintritt der Plasmateilung, schnürt sie sich durch.

Der Protoplasmakörper zeigt in den ersten Stadien der Kernteilung, die sich in der Hauptsache am Binnenkörper abspielen, keine Veränderung; die Tiere haben die typischen Bewegungsformen der Amöbe. Erst wenn die „Spindelbildung" eintritt, also im Stadium der Fig. 38 u. 39, nimmt der Körper Kugelgestalt an. Fig. 40 gibt einen Ausnahmefall wieder. Das weitere Verhalten, den Übergang in ellipsoide Form und die Durchschnürung zeigen die Fig. 43—45. Während der Abkugelung ist das Ectoplasma auf kurze spitze oder stumpfe Pseudopodien reduziert, und erst im Augenblick der Trennung (Fig. 45), treten die breiten, lappigen Pseudopodien wieder hervor.

Überblickt man den hier beschriebenen Teilungsvorgang, so ergibt sich eine große Ähnlichkeit mit der Darstellung, die Vahlkampf (1905) von der Teilung der *Amoeba limax* gibt. Nur sind alle Verhältnisse bei *Amoeba tachypodia* klarer, weil die Elemente größer sind. Immerhin lassen sich folgende vier Differenzpunkte aufstellen:

1. Die Durchschnürung des Binnenkörpers schreitet bei *A. limax* von allen Seiten gleichmäßig vor,
2. *A. limax* besitzt kein Außenchromatin,
3. die Chromosomen werden daher aus dem Binnenkörper gebildet, die Polkörper geben während der Teilung ihre gesamte Substanz an den Zwischenkörper ab,
4. es kommt zur Bildung einer Äquatorialplatte und von Chromosomen.

Dem ersten Punkt möchte ich keine prinzipielle Bedeutung zumessen, wenngleich das Verhalten des Binnenkörpers charakteristisch für die Art ist. Jedenfalls ist das Ergebnis beider Modifikationen der Durchschnürung dasselbe, Anders ist es bei Punkt 2 und 3. Wenn man nicht annehmen will, daß Vahlkampf das Außenchromatin übersehen hat, wozu aber um so weniger ein Grund vorliegt, weil er ja nach Schnittpräparaten gearbeitet hat, so lassen sich die Telophasen nur in seiner Auslegung deuten. Der Binnenkörper von *A. limax* beherbergt demnach das gesamte Chromatin des Kernes und erst während der Teilung kommt es zu einer Sonderung in die beiden Teile, wie sie als Außenchromatin und Binnenkörperchromatin bei *A. tachypodia* ständig vorhanden sind. Der vierte Punkt endlich,

die Ausbildung von Chromosomen und von einer Äquatorialplatte, dürfte keine ausschlaggebende Bedeutung haben. Wir haben in dem vorliegenden Teilungstypus offenbar eine sehr primitive Mitose vor uns. Es darf uns deshalb nicht wundern, wenn wir im einen Falle Chromosomen und eine Äquatorialplatte finden (*A. limax*), während wir im anderen nur einen mißglückten Versuch zu ihrer Bildung feststellen können (*A. tachypodia*). Zudem zeigt auch *A. limax*, daß ihr die Ausbildung von Chromosomen durchaus nicht immer gelingt. Die Fig. 17—19 bei VAHLKAMPF entsprechen vollkommen meinen Fig. 37, 41 u. 42, die infolge ihres lockeren Baues die einzelnen Elemente klarer hervortreten lassen.

Eine ähnliche Unvollkommenheit findet sich nach den Untersuchungen ARAGÃO's (1909) bei *A. diplomitotica*. Hier kommt es zu einer Ansammlung des Außenchromatins in der Äquatorialzone des Kernes, ohne daß damit eine typische Äquatorialplatte erzielt würde (Fig. 4—6, 14—17). Deutlich umschriebene und in bestimmter Zahl wiederkehrende Chromosomen werden nicht ausgebildet. Wohl aber wird eine gleichmäßigere Verteilung des Chromatins angestrebt, was sich in gelegentlich vorkommenden Tochterplatten äußert (Fig. 18). Die Durchschnürung des Binnenkörpers erfolgt in der typischen Hantelform, nur ausnahmsweise finden sich Bilder, wie sie für die *A. tachypodia* typisch sind (vgl. Fig. 16 mit meiner Fig. 33). Über die beiden verschiedenen Teilungsarten, wonach die Amöbe ihren Namen hat, kann man verschiedener Meinung sein. Jedenfalls läßt sich ganz ungezwungen folgende Reihe aufstellen: Fig. 13—17, 4 ff., womit beide Teilungsmodi miteinander verknüpft wären. Zudem sind die zweikernigen Amöben bei weitem nicht so häufig wie die Stadien, die zu ihrer Bildung führen sollen. Vielleicht stellt ARAGÃO einmal das Zahlenverhältnis der Stadien vom Aussehen der Fig. 3 zu denen, wie sie in Fig. 14—17 gezeichnet sind, fest. Wenn die letzteren dabei stark überlegen sind, wie ich vermute, dann wäre die Frage in sehr einfacher Weise entschieden.

Auch bei *Amoeba tachypodia* findet man öfter 2kernige Tiere.[1]) Über ihre Entstehung kann ich nichts Sicheres sagen, trotzdem ich mich bemüht habe, Klarheit darüber zu erhalten. Ich weiß nur, daß die Kernteilung genau so verläuft wie unter normalen Verhältnissen. Daß man die beiden Kerne häufig dicht nebeneinander

[1]) Ferner sieht man bisweilen 4kernige Individuen, ja bei einer nicht näher bestimmten kleinen Amöbe fand ich einmal ein 9kerniges! In dem betreffenden Präparat sind mehrkernige Formen recht häufig.

findet, hat nach meiner Meinung keine besondere Bedeutung. Kern und kontraktile Vacuole liegen bei *Amoeba tachypodia* auch meist Seite an Seite. Das dürfte daher kommen, daß gleich große Gebilde — bei den Kernen handelt es sich außerdem noch um gleich schwere — den Strömungen im Entoplasma in gleicher Weise folgen. Die besondere Lagerung der beiden Kerne erklärt sich damit auf ganz einfache Weise und man braucht nicht seine Zuflucht zu einer „vereinfachten" oder „abgekürzten" Mitose zu nehmen, wie es Aragão tut.

Ich glaube, daß man zu einer derartigen Annahme überhaupt nicht berechtigt ist. Die Kernteilung der Amöben (vor allem der kleinen Formen, um die es sich hier handelt) verläuft so schnell, daß eine „abgekürzte" Mitose keinen nennenswerten Vorteil bringen kann. Das Auftreten eines vom gewöhnlichen abweichenden Teilungsmodus im Leben eines Protozoons ist offenbar bedingt durch physiologische Momente, insbesondere Änderungen der chemischen Konstitution von Kern und Protoplasma, die sich beim Eintritt in die Geschlechtsperiode vollziehen, genauer gesagt: die ihren Beginn veranlassen. Solche vegetative und generative Teilungen kennen wir — um nur zwei bekannte Beispiele anzuführen — vom *Actinosphaerium* (Hertwig 1898) und *Plasmodiophora brassicae* (Prowazek 1905). Besonders interessant sind die Verhältnisse bei der schon oben S. 29 erwähnten neuen Amöbe, worüber ich demnächst berichten werde. Bei der *Amoeba diplomitotica* dagegen und bei *Prowazekia cruzi* (Hartmann und Chagas 1910), deren „abgekürzte Teilung des Hauptkernes" ganz problematisch ist, handelt es sich um Tiere unter vollkommen gleichen Bedingungen und in gleicher Lebensphase.

In letzter Zeit hat Aragão (1910) die Teilung eines Flagellaten aus der Gruppe der Amphimonadinen (*Polytomella agilis*) untersucht und dabei eine ganz ähnliche Mitose festgestellt, wie sie die *Limax*-Amöben (im engeren Sinne) haben. Der Kern besitzt Außenchromatin wie *Amoeba diplomitotica* und *A. tachypodia*. Die Endstadien der Teilung sind vollkommen identisch, nur das Verhalten des Binnenkörpers im Anfang ist abweichend. Er zerfällt nämlich zunächst in seine chromatischen Bestandteile, die Stäbchenform zeigen und sich in der Längsachse der Spindel hintereinanderreihen, während gleichzeitig das Außenchromatin eine typische Äquatorialplatte bildet. Es ergibt sich dadurch ein Bild ähnlich der Fig. 14 bei *Amoeba diplomitotica*, nur stellt der Binnenkörper einen Stab dar ohne jede Einschnürung in der Mitte. Wenn die Trennung des Binnenkörpers

vollzogen ist, haben wir eine typische Spindel vor uns mit Polkörpern an den zugespitzten Enden und einer Äquatorialplatte, die dem Außenchromatin entstammt. Einen Zerfall des Binnenkörpers schon in der Prophase konnte ich gelegentlich auch bei *Amoeba tachypodia* feststellen (vgl. S. 69); was hier ausnahmsweise eintritt, bildet bei *Polytomella* die Regel und stellt somit nichts Besonderes dar.

Dieselbe Doppelnatur der Spindel wie in den eben besprochenen Fällen findet sich ferner bei einem Flagellaten aus der Gruppe der Bodonaceen, *Prowazekia cruzi*, dessen Teilung Hartmann u. Chagas (1910a) beschrieben. Ich hege an der Richtigkeit der Darstellung, die die Verf. von der Kernteilung geben, einigen Zweifel. Dieses Mißtrauen gründet sich auf Beobachtungen, in einem Präparat von demselben Flagellaten, das mir Herr Dr. Aragão demonstrierte. Besonders scheinen mir Hartmann und Chagas die Beteiligung des Außenchromatins übersehen zu haben. Hierüber wird Herr Dr. Aragão demnächst selbst berichten. Ich möchte ausdrücklich betonen, daß es sich in den Präparaten von Herrn Dr. Aragão um *Prowazekia cruzi* handelte, nicht etwa um eine verwandte *Prowazekia*-Art; denn ich konnte auch die von den Verfassern abgebildeten Stadien alle selbst finden.

Der hier besprochene Teilungsvorgang scheint auch bei parasitischen Amöben vorzukommen. Man vergleiche zu diesem Zwecke die Fig. 55 bei Dobell (1909a) mit meiner Fig. 41. Es ist möglich, daß ähnlich wie bei der Encystierung zunächst ein Binnenkörper sich bildet, der sich dann amitotisch teilt, während das übrige Chromatin eine „Spindel" bildet. Jedenfalls hat Dobell recht, wenn er sagt: „It seems that the nuclear division is a kind of very primitive mitosis." Es wäre interessant, einmal die vegetative Teilung der *Entamoeba ranarum* genauer zu verfolgen.

Ebenso zeigt dieselbe Teilung bei *Entamoeba muris* Anklänge an vorstehende Mitosen. Auf den frühesten Stadien fand Wenyon (1907) eine kleine Spindel innerhalb der Kernmembran. „At either pole of the spindle is a more darkly staining area. Achromatic fibres extend between the two poles, and arranged upon these fibres are the chromatin granules, which have left their position upon the nuclear membrane." Also das gleiche Verhalten des Außenchromatins, wie wir es oben sahen. Fig. 5 u. 37d entsprechen etwa meiner Fig. 41. Es ist seltsam, daß beide Beobachter gerade dieses Stadium häufig gefunden haben, während ich es durchaus nicht so oft traf. Ob nun bei den parasitischen Formen dieser Zustand die längste Zeit in Anspruch nimmt oder ob die vorhergehenden Veränderungen

des Kernes weniger scharf markiert sind und deshalb leicht der Beobachtung entgehen, lasse ich dahingestellt. Bei mir waren jedenfalls die frühen Teilungsstadien in der Überzahl.

Die Kernteilung der *Amoeba paedophthora*, die Caullery (1906) als amitotische beschrieb, gehört möglicherweise auch zum *Limax*-Typus.

Schließlich möchte ich in diesem Zusammenhang noch die *Amoeba verrucosa* besprechen, während die verwandten Kernteilungen der Euglenoideen und anderer Protozoen, wie auch die von Nägler untersuchten *Limax*-Amöben im allgemeinen Teil Erwähnung finden sollen.

Der Kern der *Amoeba verrucosa* unterscheidet sich von den vorhergehenden durch den Mangel des Außenchromatins, ebenso wie der Kern von *A. limax*, dem er mithin gleichzusetzen ist. Erst während der Mitose sondern sich die beiden Chromatinsorten. Dann freilich ist die Ähnlichkeit auch mit den übrigen Kernen ziemlich groß. Man muß wohl nach dem Besprochenen die Chromosomen von *A. verrucosa* dem Außenchromatin der *A. tachypodia* z. B. gleichsetzen. Die Mitose ist schon etwas reiner ausgebildet, da sich immer Äquatorialplatten finden, die in Tochterplatten gespalten werden. Freilich bestehen die Chromosomen noch aus Körnchen, die auf den Spindelfasern aufgereiht sind und wohl schwerlich nach Art des Längsspaltes verteilt werden.

Das Verhalten des Binnenkörpers im Anfang der Teilung ist ein schönes Beispiel für die Phylogenie der Spindel. Wir können Schritt für Schritt verfolgen, was Hertwig (1902) in den Sätzen ausspricht: „Die primitivste Form der Spindelfaserung ist ein in einer bestimmten Richtung gestrecktes Netzwerk. Dominierende Entwicklung der Längszüge des Netzes führt uns zu Spindelfasern, wie sie bei *Actinosphaerium* z. B. vorkommen, deutlich differenzierten Längsfäden, welche aber durch zarte Querbrücken miteinander verbunden sind. Gänzlicher Schwund der Querbrücken leitet über zu Formen der Spindeln, bei denen völlig isolierte Fasern von Pol zu Pol verlaufen."

Nach den Untersuchungen von Swarczewsky (1908) teilt sich der Primärkern von *Arcella* genau so wie der von *A. verrucosa*. Es findet im Anfang dieselbe starke Auflockerung des Binnenkörpers statt, zwischen Fig. 10 u. 11 muß man sich wohl ein Stadium denken, das meiner Fig. 16 entspricht. Fig. 11 ist meiner Fig. 17 gleichzusetzen und Fig. 12 entspricht meinen Fig. 18 u. 19. Ob aber tatsächlich die Chromosomen bei *Arcella* in der Anaphase „ver-

schwinden“ und die Spindelfasern von neuem mit ihrer Substanz infiltriert werden, ist mir nicht ganz wahrscheinlich. Wenigstens weisen die Verhältnisse bei *A. verrucosa* auf eine Erhaltung der Tochterplatten hin. Das Stadium der Fig. 14 bei Swarczewsky ist vermutlich meiner Fig. 22 gleichzusetzen, bei der die Abgrenzung der Chromosomen von den Polkörpern ebenfalls ziemlich früh verwischt worden ist.

Die Prophasen der Teilung, die bei Swarczewsky noch fehlen, hat kürzlich Khainsky (1911) gefunden und abgebildet. Seine Fig. 28 entspricht etwa meiner Fig. 16, vielleicht auch einem etwas früheren Stadium. Damit hat sich die oben stehende Vermutung, die ich schon vor Erscheinen der Arbeit Khainsky's niedergeschrieben hatte, als richtig erwiesen. Die Übereinstimmung der beiden Kernteilungsmodi ist jetzt außerordentlich groß.

c) *Amoeba lamellipodia* n. sp.
(Taf. 6 u. 7.)

Wie ich in der Einleitung ausführte, trat bei Versuchen, die *Amoeba proteus* auf Agar-Agar zu züchten, eine etwa 30 μ große Amöbe auf. Da es mir unmöglich war, sie mit einer schon bekannten Form zu identifizieren, bezeichne ich sie als neue Art und lege ihr wegen ihrer eigenartigen Pseudopodienbildung den Namen *A. lamellipodia* bei. Die Kultur, der ich die *Proteus*-Amöben entnahm, stammte aus einem Weiher in Possenhofen am Starnberger See.

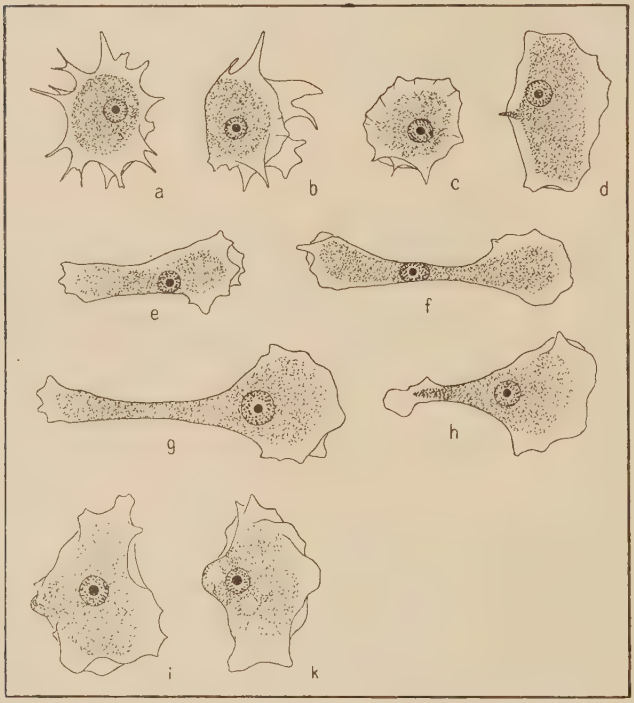
Das Plasma der Amöbe ist hell, durchscheinend und farblos. Ecto- und Entoplasma sind deutlich voneinander gesondert. Das Ectoplasma ist stark ausgebildet, vollkommen hyalin und schmiegt sich in Form von dünnen Lamellen der Unterlage dicht an. Bei der Vorwärtsbewegung laufen am Rande beständig Wellen entlang (Fig. 8), es werden zunächst spitze Pseudopodien vorgestoßen, so daß der Außenrand einer Draperie ähnelt. Indem dann die nach außen konkaven Bögen zwischen den Spitzen allmählich ausgefüllt werden, entstehen breite Pseudopodien aus einer dünnen Schicht. Das Ectoplasma kann das Entoplasma bisweilen als ziemlich breiten Saum auf allen Seiten umgeben, während der Bewegung ist es dem jeweiligen Vorderrande besonders breit vorgelagert. Es macht den Eindruck, als ob das Ectoplasma noch von einer sehr dünnen Pellicula überzogen wäre, besonders wenn die Lamellen etwas gewellt sind oder eine Änderung der Bewegungsrichtung erfolgt. Das Entoplasma ist deutlich vacuolisiert und dicht erfüllt von stark lichtbrechenden Körnchen.

Zur Bildung einer einheitlichen großen kontraktilen Vacuole kommt es nicht, vielmehr sieht man im Entoplasma stets eine größere Zahl (bis 4) etwas vergrößerter Vacuolen, die sich allmählich oder auch in der üblichen Weise zusammenziehen. Inzwischen sind an anderen Stellen schon wieder neue derartige Vacuolen entstanden, so daß also immer die Systole des einen Teils etwa der Anastole des anderen entspricht. Der Kern ist im Leben deutlich zu sehen, die Membran ist meist an ihrer Außenseite mit stark lichtbrechenden Körnchen besetzt, die sich mit Delafield's Hämatoxylin ziemlich dunkel färben. Im Innern tritt sehr scharf der Binnenkörper hervor; nur wenn die Amöbe ganz flach ausgebreitet ist, erkennt man im Kernsaftraum die Zone, die von der Außenkernsubstanz eingenommen wird und die als schwacher Hauch erscheint. Die Größe schwankt beträchtlich: Länge 25—50 μ, Breite 10—18 μ; die zur Teilung abgekugelten Tiere messen 16—25 μ, durchschnittlich 18 μ.

Die Amöbe bildet im Wasser keine Schutzcysten, in alten Kulturen kugelt sie sich zwar ab, ohne jedoch eine Membran abzuscheiden; sorgt man dann nicht für Erneuerung des Wassers, so gehen die Tiere zugrunde. Nur auf Agar-Agar habe ich einige Male Cysten erhalten (Fig. 9). Sie sind leicht kenntlich an einer Ansammlung von stark lichtbrechenden Kügelchen, die meist in der Nähe des Kernes liegt. Die Größe beträgt 11—15 μ, im Durchschnitt 13 μ. Fortpflanzungscysten habe ich bisher nicht zu Gesicht bekommen.

Der typische Gang einer Bewegung ist auf Textfig. 4 dargestellt. Bringt man eine Amöbe auf den Objektträger, so findet man sie zunächst abgekugelt. Dann entsendet sie spitze Pseudopodien nach allen Seiten, zwischen denen schwimmhautartige Lamellen von Ectoplasma ausgespannt sind (a). Die Pseudopodien können auch, wie in b, nur nach einigen Richtungen hin ausgestreckt werden, so daß längere oder kürzere Strecken des Entoplasmas ganz unbedeckt vom Ectoplasma erscheinen. Allmählich fließen die Pseudopodien breiter auseinander (b) und füllen so die Zwischenräume aus, durch die sie vorher getrennt waren; schließlich ist das Tier auf allen Seiten, oder mit einer Unterbrechung, von einer breiten Zone (Ectoplasma) umgeben, die am Rande leicht ausgezackt ist (c). Nun beginnt das Plasma nach einer Richtung zu strömen, wobei immer das Ectoplasma zunächst spitze Pseudopodien voraussendet. Die Amöbe nimmt so die Gestalt eines Rechtecks an, wie in d, das sich stark in die Länge streckt, wenn die Bewegung lebhafter einsetzt (e).

Bleibt das Tier in der angenommenen Richtung, so geht das Viereck in ein Dreieck über. Es erfolgt gewöhnlich eine starke Streckung des Körpers (f, g), wobei der Kern ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen wird (f) und schließlich ins Vorderende zu liegen kommt (g). Häufig erfolgt auf dem Stadium g eine Umkehr der Bewegung und das Hinterende wird zum Vorderende; dann kann man meist ein länger dauerndes Hin- und Herziehen beobachten, das Mittelstück wird stark in die Länge gedehnt, wobei Kern und Binnenkörper stabförmig ausgezogen werden können. Die Zerrungen sind oft so heftig, daß man jeden Augenblick das Zerreißen des Tieres erwartet, der Kern befindet sich stets an der schmalsten Stelle. Endlich trägt die eine Richtung den Sieg davon, das Vorderende fließt fächerartig auseinander (g), das Hinterende spitzt sich immer mehr zu. Das Ectoplasma, das sich bisher dort befand, wird an seiner Basis stark eingeschnürt, so daß eine Art Schopf entsteht (h). Zuletzt findet man ein breites, am Rande leicht ausgezacktes oder gewelltes Pseudopodium am Vorderende; hinten läuft das Entoplasma spitz zu, die Ectoplasmaschicht ist so dünn, daß sie nicht mehr wahrzunehmen ist (h ohne den Schopf am Hinterende!). Das Hinterende wird passiv nachgeschleppt. Das ist die typische Form bei lebhafter Vorwärtsbewegung. Findet jetzt eine Änderung in der Richtung statt, so fließt das Vorderende noch



Textfig. 4. ZEISS hom. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 4.

breiter auseinander, das spitze Hinterende wird eingezogen und die Amöbe bietet jetzt ein Aussehen dar wie in i oder sie wird noch mehr fächerartig wie in Fig. 8 Taf. 3. Indem nun etwa in der Senkrechten zur alten Bewegungsrichtung das Plasma abzufließen beginnt (k), wird der Umriß des Körpers wieder ein langgestrecktes Rechteck wie in e. Von hier aus sind uns die weiteren Umwandlungen bekannt.

Die Bewegung selbst ist lebhaft, ohne schnell zu sein.

Die *A. lamellipodia* hat große Ähnlichkeit mit der *A. vespertilio* Penard, die jedoch viel größer ist (220—250 μ Länge, 40—60 μ Breite) während der Bewegung; abgekugelt 60—80 μ nach Doflein (1907) — gewöhnlich 70 μ, aber sehr variabel nach Penard (1902). Ich gebe hier zum Vergleich eine kurze Charakteristik der *A. vespertilio*: glashelles, wenig gekörneltes Ectoplasma, an Inhaltsgebilden sehr reiches Entoplasma, Pseudopodien von schlanken Kurven abgesetzt, enden mit zipfelförmigen Spitzen, Umriß erinnert meist an einen Entenfuß oder Fledermausflügel, Pseudopodien in Form von ganz feinen Lamellen ausgestreckt, Gestalt außerordentlich veränderlich.

Dazu kommt jetzt noch der gleiche Bau des Kernes und die Übereinstimmung in der Kernteilung, wie ich später nachweisen werde.

Ich habe schon oben S. 65 die Vermutung ausgesprochen, daß *A. limax*, *A. diplomitotica* und *A. tachypodia* nicht verschiedene Arten, sondern nur Varietäten der Art „*limax*“ seien. Der gleiche Fall scheint bei *A. vespertilio* und *A. lamellipodia* vorzuliegen. Immerhin wäre es verfrüht, schon jetzt auf Grund dieser Feststellungen eine Reform der Amöbensystematik vorzunehmen. Ich begnüge mich daher mit diesem Hinweise und gehe zur Schilderung der fixierten Präparate über.

Die Vacuolisierung des Entoplasmas tritt bei den gefärbten Tieren sehr deutlich in Erscheinung. In den Vacuolenwänden findet man die stark lichtbrechenden Kügelchen des Entoplasmas gewöhnlich schwach gefärbt vor, bisweilen aber nehmen sie mit Eisenhämatoxylin einen sehr dunklen Ton an. Ich habe das besonders bei Tieren gefunden, die auf Agar-Agar gezüchtet waren (Fig. 56, 57, 63, 67, 68) oder sich noch nicht lange in Wasserkulturen befanden (Fig. 52, 71). Bei Tieren, die schon längere Zeit in Wasser gezüchtet waren, fand ich die Kügelchen meist schwach gefärbt vor.

Das Ectoplasma zeigt die beschriebenen charakteristischen Pseudopodien (Fig. 52 u. 73); es erscheint auch im fixierten Präparat vollkommen hyalin (im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Amöben).

Der Kern besteht aus zwei gesonderten Teilen, einem stark färbbaren Binnenkörper und einer Substanz, die in ihrer Lage dem Außenchromatin der *A. tachypodia* entspricht, aber hier viel stärker entwickelt ist. Man findet drei und in großen Kernen sogar vier Lagen von Kugeln hintereinander. Diese färben sich sehr verschieden; im allgemeinen nehmen sie einen grauen Ton an, doch findet man auf demselben Deckglas dicht daneben manchmal Tiere, bei denen sie an Tiefe des Farbtones dem Binnenkörper gleichkommen. Nach Behandlung mit Safranin-Pikroindigokarmin erscheint der Binnenkörper rot, während die Substanz des Außenkerns die grüne Farbe des Plasmas annimmt. Nach Mallory zeigt der Binnenkörper die rote Farbe des Fuchsins, der Außenkern ein Blauviolett wie das Plasma. Schon hiernach und nach dem auffallenden Verhalten gegenüber Eisenhämatoxylin (graue Farbe!) muß man folgern, daß die Substanz des Außenkerns der *A. lamellipodia* Achromatin darstellt, das nur infolge seiner sehr dichten Beschaffenheit bisweilen sich wie Chromatin färbt. Diese Annahme wird durch die Kernteilung bestätigt. Differenziert man den Binnenkörper stark, so tritt seine Zusammensetzung aus Chromatinkugeln und Plastin als Grundsubstanz in der schon von der *A. tachypodia* bekannten Weise zutage (Fig. 52a).

Der Kern ist von einer feinen Membran umschlossen, die durch Delafield's Hämatoxylin und Mallory-Färbung am deutlichsten hervortritt. Die Außenkernsubstanz erreicht den Binnenkörper nicht, sondern läßt um ihn herum noch eine schmale Kernsaftzone, in der man deutlich die nach der Membran ziehenden Lininfäden verfolgen kann.

Der Beginn der Kernteilung wird durch eine ziemlich ansehnliche Vergrößerung des gesamten Kernes eingeleitet (vgl. Fig. 52 mit 53—57!). Der Binnenkörper lockert sich stark auf und wird vacuolisiert. In den Wänden der Alveolen sind ziemlich große Chromatinbrocken eingelagert, so daß man mit schwächeren Vergrößerungen den Eindruck eines dichten Körnerhaufens bekommt. Zugleich rückt dieses Chromatin vom Binnenkörper weg, dabei bleiben die einzelnen Brocken anscheinend durch Plastinbrücken verbunden (Fig. 53).

Der Außenkern hat sein Aussehen vollkommen verändert. An Stelle der Kügelchen findet man um den Binnenkörper eine breite Zone einer schwach färbbaren Substanz, die vom vacuolisierten Entoplasma durch einen schmalen helleren Raum abgesetzt ist (Fig. 53—57). Bei Betrachtung mit starken Systemen löst sich die schwach färbbare Zone in ein feines Netzwerk auf, das auf einen wabigen Bau hinweist; an der Grenze gegen das Entoplasma ist

ein Alveolarsaum aus größeren Waben, der daher als hellerer Streifen erscheint. Vergleicht man das Größenverhältnis von Binnenkörper und Außenkern in Fig. 52 und Binnenkörper und der eben geschilderten Zone, Fig. 53—55, so erhält man etwa den gleichen Wert, d. h. die beiden so verschieden gebauten Zonen um den Binnenkörper entsprechen einander. Offenbar ist auch im ruhenden Kern (Fig. 52) das achromatische Netzwerk vorhanden und wird nur durch die Kügelchen verdeckt. Erst wenn deren Substanz darauf abgeflossen ist, tritt es deutlich hervor. Der Kernsaftraum um den Binnenkörper bleibt erhalten.

Die weitere Auflockerung des Binnenkörpers und die Art, wie mit Hilfe des Plastins die Chromatinbestandteile in den Kernsaftraum transportiert werden, zeigen besonders instruktiv Fig. 54 u. 55. Der Prozeß geht auf folgende Weise vor sich: die peripheren Vacuolen des Binnenkörpers blähen sich stark auf und tragen das in ihren Wänden suspendierte Chromatin in den Kernsaftraum hinaus. Allmählich wird in gleicher Weise das gesamte Chromatin an die Oberfläche des Binnenkörpers befördert, der kompakte Teil im Innern nimmt entsprechend ab, wie aus Fig. 54 u. 55 ersichtlich ist. Schließlich sieht der Binnenkörper so aus wie in Fig. 56: eine zentrale, etwas verbeulte Kugel aus achromatischer Substanz wird von einem Netz feiner achromatischer Fäden mit eingelagertem Chromatin umsponnen. Später verschwindet auch das Netz, nur die Chromatinbrocken, die durch achromatische Brücken verbunden sind, bleiben zurück (Fig. 57). In demselben Präparat ist das Chromatin schon in einer Ebene angeordnet und stellt die erste Anlage der Äquatorialplatte vor. Der achromatische zentrale Körper macht den Eindruck einer nur schwach gewölbten Platte.

Nun beginnt die eigentliche Kernteilung, d. h. die nach zwei entgegengesetzten Polen gerichtete Bewegung, die die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Tochterkerne bezweckt. Die Kernteilung wird allein durch das Wachstum des Achromatins bedingt. Die zentrale Platte, wie sie in Fig. 57 vorlag, wölbt sich stärker und wird zu einem linsenförmigen Gebilde (Fig. 60); das Chromatin nimmt zum größten Teil die Äquatorialzone ein. Fig. 58 gibt ein entsprechendes Stadium wieder; nur ist das Achromatin etwas unregelmäßig angeordnet. Etwas weiter ist Fig. 59; die Spindel ist schon fast fertiggestellt, aber das Chromatin ist noch ziemlich regellos darauf verstreut, links bildet es eine Art Polplatte, rechts rücken die einzelnen Brocken nach dem Äquator zusammen, um sich an die deutlich hervortretende Platte

anzusetzen. Ein derartiges Verhalten des Chromatins findet sich jedoch nur ganz ausnahmsweise; ich traf es nur in dem in Fig. 59 abgebildeten Präparat. In der Regel ist die Äquatorialplatte gleich von Anfang an ziemlich deutlich markiert (Fig. 57 - 60).[1])

Der Außenkern nimmt schon in Fig. 57, deutlicher aber von Fig. 58 ab die Gestalt eines Ellipsoids an; die Waben konnte ich noch in Fig. 59 erkennen, von da ab war es mir unmöglich, in den Kappen, die der Spindel aufsitzen, eine Struktur wahrzunehmen.

Die fertige Spindel mit der Äquatorialplatte zeigt Fig. 62. Die Spindel ist kurz, tonnenförmig und zeigt breite, schwach färbbare Spindelfasern, die sich gewöhnlich an den Polen etwas stärker tingieren. Die ganze Spindel liegt im Außenkern eingebettet, der stumpfe Kegel über ihr bildet. Lange Zeit gelang es mir nicht, die Spindelfasern darzustellen, im günstigsten Falle erhielt ich Bilder wie Fig. 63. Erst als ich geringer differenzierte, traten die Spindeln in der Weise hervor, wie sie in Fig. 62 u. 64—67 gezeichnet sind.

Die Zahl der Chromosomen festzustellen war mir nicht möglich, obgleich ich jedes der Stadien sehr oft gesehen habe. Man findet nie eine fertige Äquatorialplatte in Polansicht; dagegen kamen mir einige schräg liegende zu Gesicht (Fig. 61). Das Chromatin war dann stets in sehr feiner Form über die ganze Platte verteilt; die Spindel schien mir noch nicht ganz ausgebildet zu sein. Es handelt sich vermutlich um ein Vorstadium der Äquatorialplatte, in der typischen sind die Chromosomen viel größer. Die fertige Äquatorialplatte steht immer fast genau senkrecht auf der Ebene der Unterlage, die lange Achse der Spindel läuft daher parallel zu ihr. Wahrscheinlich ist diese bestimmte Orientierung eine thigmotaktische Erscheinung. Das Bestreben der Amöbe, sich an der Unterlage anzuschmiegen, wird stets zu einer geringen Abplattung der Kugelgestalt ihres Körpers führen. Wenn sich also die Spindel parallel zur Unterlage einstellt, so ist sie damit parallel zur größten Achse des Amöbenkörpers orientiert. Wir sehen daher die Spindel die gleiche Lage einnehmen wie die Furchungspindel im abgeplatteten Ei, ein Verhalten, das O. HERTWIG (1884) entdeckte („HERTWIG'sche Regel"), das dann später von H. E. ZIEGLER (1894) bestätigt wurde und für das zuletzt BOVERI (1910a u. b) am *Ascaris*-Ei neue Beweise gab. Besonders instruktiv ist dabei die Richtungsänderung

[1]) Ich kann mich nur auf fixierte Präparate beziehen, da am lebenden Tier die Genese der Spindel nicht zu verfolgen ist. Alle Versuche, durch intravitale Färbung den Kern in den zur Teilung abgekugelten Tieren sichtbar zu machen, mißlangen.

der entstehenden Spindel im normalen *Ascaris*-Ei (Boveri 1910a). Die Verbindungslinie der Centrosomen steht zunächst senkrecht auf der Eiachse, weil das Ei vorübergehend eine Streckung in dieser Richtung erfährt. Erst mit Rückkehr des Eies zur Kugelgestalt dreht sich die Spindel, um endlich in ihre normale Lage, parallel zur Eiachse, zu gelangen.

Die Chromosomen werden gespalten (Fig. 63); an einzelnen sieht man noch die hantelförmige Durchschnürung. Sie rücken auseinander, wobei zunächst noch die Enden der Spindel an den Polen über die Tochterplatten hinausstoßen (Fig. 64 u. 65). In Fig. 64 konnte ich deutlich sechs Spindelfasern zählen, auf jeder je einen Chromatinbrocken, so daß in diesem Stadium anscheinend zwölf Chromosomen vorhanden sind, da ja den vorderen Fasern ebenso viele hintere entsprechen dürften. Jedenfalls scheint zwölf die geringste Zahl der Chromatinelemente zu sein. Die Spindelfasern der Fig. 64 stellen breite Bänder dar, die bei starker Vergrößerung sich in einzelne hintereinandergereihte Rechtecke auflösen ließen und durch feine Querbrücken verbunden waren. Die Erklärung hierfür gibt Fig. 65; das Bild der Spindel ist deshalb so deutlich, weil die Amöbe sich ganz flach ausgebreitet hatte. Man sieht, daß parallel gestellte Wabenreihen den Eindruck einer „Faserung" hervorrufen. Die einzelnen Rechtecke der Fig. 64 sind daher als die noch nicht stark gedehnten Waben der Fig. 65 aufzufassen. Die Chromatinbrocken beginnen auf dem Stadium Fig. 65 miteinander zu verkleben und in Fig. 66 sieht man schon einen kompakten Ring vor sich. Dieser rückt nun ans Ende der Spindel hinaus. Damit hat auch die Spindel ihre Rolle ausgespielt, denn von nun an werden die Fasern undeutlicher. In Fig. 66 erkennt man besonders an dem einen Ende noch den Aufbau aus parallelen Wabenreihen, in Fig. 67 sind nur noch Bruchstücke der Fasern erhalten, die anscheinend nach den Tochterkernen zurückgezogen werden. Von Fig. 68 ab ist überhaupt nichts mehr von der Spindel nachzuweisen. Der Chromatinring kann entweder ganz geschlossen sein, wie in den Fig. 66 u. 67, oder er kann an einer Stelle eine Unterbrechung besitzen; doch scheint mir das zuerst angeführte Verhalten die Regel zu sein. Gewöhnlich wird er auf den späteren Stadien durch die ansitzenden Spindelfasern mehr oder weniger verzerrt, und zwar treten dabei meist an Sechsecke erinnnernde Formen auf (Fig. 67). Es scheint demnach, als ob jedesmal zwei Chromatinbrocken besonders fest sich miteinander verbänden (vgl. auch Fig. 66 rechts). Im weiteren Verlauf der Teilung zerfällt der Ring wieder in einzelne

Brocken, wobei man, wie in Fig. 68, oft noch die Ringform angedeutet sieht in der Plastingrundlage, die die einzelnen Chromatinbestandteile verkittet.

Ich muß jetzt etwas zurückgreifen, um das Schicksal des Außenkerns nachzuholen. Wir sahen in Fig. 62 die Spindel vollkommen darin eingelagert, und so finden wir sie auch noch, wenn schon die Tochterplatten ziemlich an ihren Endpunkten angelangt sind (Fig. 64). Doch nun tritt eine bemerkenswerte Änderung ein, die Fig. 65 veranschaulicht. Während bisher die Enden zugespitzt waren, runden sie sich jetzt ab, die Kappen nehmen die Gestalt von Ovalen an, deren Längsachsen senkrecht zur Längsachse der Spindel stehen; sie umranden jetzt schon den Raum für die späteren Tochterkerne. Tatsächlich ist auch die Kernteilung mit dem Momente beendet, wo die Chromatinringe die Spindelenden erreicht haben. Von diesem Zeitpunkt an liegen sie schon in der neugebildeten Kernsaftvacuole (Fig. 66—68). In dieser tritt schließlich ein zartes Reticulum auf, eine Membran umschließt sie (Fig. 69—72) und so findet man die Tochterkerne noch, wenn sich der Zelleib schon geteilt hat (Fig. 73).

Das Verhalten des Plasmakörpers bietet bei der vorliegenden Amöbe insofern eine Besonderheit, als sich das Tier schon in den Prophasen der Kernteilung (Fig. 53—60) abkugelt, während alle anderen Amöben, die ich untersuchte, das erst auf einem ziemlich vorgeschrittenen Stadium tun, gewöhnlich in der Anaphase. Die Kugelform bleibt erhalten, bis die Chromatinringe die Spindelpole erreicht haben, d. h. bis die Tochterkerne gebildet sind. Nun erst erfolgt die Streckung zu einem Ellipsoid (Fig. 66), dessen Längsseiten werden eingebuchtet (Fig. 67 u. 68) und die Teilungsfurche schneidet allmählich durch (Fig. 69). Die letzten Teilungsschnitte sind direkt charakteristisch für die Amöbe. Es bleibt zunächst eine ziemlich breite zylindrische Brücke zwischen den Tochtertieren erhalten (Fig. 70). Das Ectoplasma, das anfangs in dünner Schicht um die ganze Amöbe herumgelagert war (Fig. 53—66), tritt schon auf Fig. 67 fast ausschließlich an die Polenden (eine sehr dünne Schicht ist selbstverständlich auch an den Längsseiten vorhanden!). Es befestigt sich in Fig. 70 an der Unterlage und zieht die Teilstücke auseinander. Dadurch wird die Protoplasmabrücke ziemlich lang ausgezogen (Fig. 71) und endlich verbindet die beiden Tochterindividuen nur noch ein dünner Faden des zäheren Ectoplasmas (Fig. 72). Sobald er zerrissen ist, kriechen die Amöben unter der charakteristischen Pseudopodienbildung auseinander. (In Fig. 73 ist die Entfernung in Wirklichkeit fast dreimal so groß!) Fig. 12 zeigt

besonders deutlich die beiden Phasen, die man bei der Teilung des Plasmakörpers unterscheiden muß: die „Durchschnürung“ (10^{50}—10^{56}), die ohne Entwicklung von Pseudopodien vor sich geht, und die „Trennung“ (10^{57}—11^{0}), die durch amöboide Bewegung erfolgt (vgl. auch S. 135).

Die Rekonstruktion der Tochterkerne geht in den schon getrennten Tieren vor sich. Die Fig. 74—77 erläutern sie. Und zwar sind stets die Kerne der beiden durch die Teilung entstandenen Amöben gezeichnet, um zu zeigen, wie die Prozesse trotz der gleichen Zeit leichte Unregelmäßigkeiten aufweisen. Bisher bestand der Kern aus einer größeren Zahl von Chromatinbrocken, die einem Reticulum aufgelagert waren. Sehr oft zählte ich dabei zwölf, besonders schön in Fig. 73, wo beide Tochtertiere deutlich zwölf Chromatinelemente zeigen. Sollten hier die zwölf Chromosomen der Tochterplatten noch einmal hervortreten?

Diese Chromatinelemente schwellen nun an und fließen allmählich zu immer größeren Kugeln zusammen, bis zuletzt ein einheitlicher Binnenkörper entstanden ist, wie das die Fig. 74—77 veranschaulichen. Zu gleicher Zeit kontrahieren sich anscheinend die Maschen des Netzwerks und der Außenkern ist wieder von schwach färbbaren Kugeln erfüllt. Damit ist die Teilung beendet.

Überblicken wir den ganzen Vorgang, so finden wir, daß bei der *A. lamellipodia* alles Chromatin im Binnenkörper vereinigt ist und daß infolge der Verteilung durch Chromosomenspaltung jedes Tochtertier genau die Hälfte des mütterlichen Chromatins erhält.

Die große Ähnlichkeit der Kernteilung von *A. lamellipodia* mit der bei freilebenden Actinosphärien (Hertwig 1898) fällt sofort auf. Hier wie dort beginnt der Prozeß mit einer Lockerung des Binnenkörpers, die mit seiner vollkommenen Auflösung endet. Dann erfolgt das allmähliche Zusammenrücken des Chromatins zur Bildung der Äquatorialplatte. Später verklebt das Chromatin in den Tochterplatten bei der *A. lamellipodia* zu einem kompakten Ring, beim *Actinosphaerium* zu einer zusammenhängenden gewölbten Platte. In beiden Fällen wird das Zusammenfließen benachbarter Chromosomen durch die verbindenden Plastinbrücken begünstigt (Fig. 65), außerdem durch die Verschmälerung der Spindel (vgl. Fig. 64 u. 65 mit 66 u. 67). Durch erneute Lockerung der vereinigteu Chromosomen entstehen die Tochterkerne.

Die Spindelfasern werden in beiden Fällen durch parallel gestellte Wabenreihen vorgetäuscht.

Der Hauptunterschied fällt bei oberflächlicher Betrachtung freilich nicht in die Augen: die verschiedene Abkunft der kegelförmigen Gebilde, die der tonnenförmigen Spindel aufsitzen. Beim *Actinosphaerium* entstammen sie dem Protoplasma, bei der *A. lamellipodia* dem Außenkern, sie entsprechen somit den Polplatten des *Actinosphaeriums.*

Der Vergleich beider Mitosen zeigt außerdem, daß die Fig. 66 u. 67 tatsächlich den Eintritt in die Telophase darstellen. Das Auseinanderweichen der Kerne nach diesen Stadien erfolgt passiv durch die jetzt einsetzende Dehnung des Protoplasmas.

Verwandt mit dem in Rede stehenden Teilungsmodus ist zweifellos auch die Kernteilung von *Trichosphaerium sieboldi* nach den Untersuchungen Schaudinn's (1899).

Wenden wir uns jetzt den wenigen Arbeiten zu, die sich mit der Kernteilung von Amöben befassen, so finden wir den gleichen Typus bei der *Amoeba binucleata* (Schaudinn 1895). Zunächst wird das Chromatin gleichmäßig durch das Kerninnere verteilt. Dabei stellte Schaudinn feine Fäden fest, die nach seiner Meinung als Leitbahnen für die Verteilung des Chromatins dienen. In etwas anderer Weise erfolgt bei *A. lamellipodia* die Trennung von Chromatin und achromatischer Substanz (s. oben S. 81). Die Chromatinkörnchen rücken zur Äquatorialplatte zusammen. Dabei gibt Schaudinn an, daß „die Chromosomen deutlich zweiteilig geworden sind; die Tochterchromosome sind also bereits vor der Anordnung zur Äquatorialplatte ausgebildet". Dasselbe soll für die Chromosomen der encystierten Actinosphärien zutreffen. Das letzte hat schon Hertwig (1898) als irrig nachgewiesen. Ich kann es jetzt nach meinen Befunden zum mindesten wahrscheinlich machen, daß die Spaltung der Chromosomen auch bei *A. binucleata* erst in der Äquatorialplatte erfolgt und daß Schaudinn's Fig. 9 in dieser Hinsicht meiner Fig. 63 entspricht. Ich habe so viele Äquatorialplatten zu Gesicht bekommen, daß mir eine Zweiteiligkeit der Chromosomen sicher hätte auffallen müssen. Den weiteren Verlauf der Teilung hat Schaudinn nur am Leben beobachtet. Er bildet in Fig. 3 eine Anaphase ab, die meinen Fig. 64 u. 65 entsprechen dürfte. Weiter sagt er: „Nun erfolgte die Durchschnürung der beiden Kernhälften, worauf die Tochterkerne feinkörnig wurden." Es scheint also hier die Verschmelzung in der späten Anaphase, wie sie meine Fig. 66 u. 67 zeigen, wegzufallen und die Chromosomen gleich in der Weise in die Tochterkerne überzugehen, wie es aus meinen Fig. 68—73 ersichtlich ist. Nimmt man dann an, daß die Rekonstruktion der

Tochterkerne etwa auf dem Stadium der Fig. 74, 75 oder 76 stehen bleibt, so ergeben sich die verschiedenen Formen der Chromatinkörper im ruhenden Kern der *A. binucleata*. Von der Spindel sagt Schaudinn: „Achromatische Fäden waren auf diesem Stadium (Tochterplatten, Anm.) ebensowenig zu erkennen wie vorher" (Äquatorialplatte, Anm.). Anscheinend handelt es sich hier um die gleiche schlechte Färbbarkeit, die ich schon von *A. lamellipodia* schilderte.

Die Teilung von *A. proteus* ähnelt nach Awerinzew (1906) der von *Actinosphaerium*. Sie beginnt mit einer Verteilung des Chromatins im Kern in Form kleinster Partikeln. Der Kern plattet sich ab, an beiden Polen erscheinen Anhäufungen von Achromatin, die den Polplatten zu vergleichen sind, nur ist an ihrer Bildung bei *A. proteus* auch Chromatin beteiligt, das sich in kleinen Brocken unter der Kernmembran ansammelt. Diese fehlen bei *A. lamellipodia*. Die Chromatinpartikeln ordnen sich darauf in Reihen an und rücken zu einer Äquatorialplatte mit einer großen Zahl von Chromosomen zusammen. Jedes Chromosom teilt sich genau wie bei *A. lamellipodia*, aber während dort in der Anaphase eine Verschmelzung und Bildung von Chromatinringen ähnlich den Platten des *Actinosphaerium* erfolgt, soll bei *A. proteus* das Umgekehrte stattfinden: beim Auseinanderweichen sollen die Chromosomen ihre Selbständigkeit verlieren, indem sie sich in immer kleinere Teile auflösen. Mir ist das recht unwahrscheinlich. Ich neige zu der Annahme, daß der Fehler in der Seriierung liegt und daß Awerinzew fälschlich ein Stadium aus der Prophase als Anaphase deutet.

Der Kern soll sich in die Länge strecken und rasch teilen. Dabei sollen die Polplatten verschwinden und sich mit dem übrigen Kern vereinigen. Von all diesen Vorgängen gibt Awerinzew keine Abbildungen, seine letzte Figur stellt zwei soeben geteilte Tochterplatten dar und entspricht etwa meiner Fig. 63. Man wird also warten müssen, bis er das Fehlende nachgeholt hat, ehe man ein Urteil darüber abgibt. Einstweilen scheint es mir, als ob er von diesen letzten Stadien gar keine Präparate besäße, sondern das Ende der Teilung nur im lebenden Zustande beobachtet hätte. Wenigstens deutet darauf die Kürze hin, mit der er diese letzten Teilungsschnitte gegenüber den ersten beschreibt. Ganz dunkel aber drückt er sich in seiner vorläufigen Mitteilung (1904) darüber aus, indem er sagt, daß das „Auseinandertreten der Tochterchromosomen ... auf dem Wege aufeinanderfolgender Verwandlungen zur Bildung ruhender Tochterkerne führt".

Ich glaube jetzt auch die Kernteilung von *A. vespertilio*, die

DOFLEIN (1907) nur teilweise schilderte, in den fehlenden Punkten ergänzen zu können. Von der Ähnlichkeit im Bau des ruhenden Kernes mit dem der *A. lamellipodia* habe ich mich selbst an Präparaten von Herrn Prof. DOFLEIN überzeugen können. Ebenso sprach ich schon oben S. 79 von der Übereinstimmung im Habitus der beiden Tiere.

Die nicht beobachtete Vorbereitung der Spindelbildung erfolgt wahrscheinlich, ähnlich wie in meinen Fig. 53—58, durch Auflösung des Binnenkörpers. Das Stadium, das DOFLEIN in Fig. 44 abbildet, ist dann wohl richtiger als Rekonstruktion des Tochterkernes zu deuten, ähnlich meiner Fig. 74. Auch die geringe Größe des Tieres weist darauf hin. In Fig. 49 ist der stark gefärbte Körper (*Nuk*) richtiger aus dem Kern zu streichen. DOFLEIN ist ja selbst schwankend, ob er „innerhalb der Kernmembran . . . oder außerhalb im Zellplasma" liegt. Wenn man seine Fig. 48 meiner Fig. 59 gleichsetzt, dann findet auch die „ringförmig angeordnete Anzahl stark färbbarer Partikelchen" ihre Erklärung. Es handelt sich vermutlich nicht um eine Spindel im Stadium der Tochterplatten, sondern um eine Prophase, und zwar um die zur Äquatorialplatte zusammenrückenden Chromosomen, wobei die Vereinigung unten weiter vorgeschritten ist als oben. In ähnlicher Weise ist in meiner Fig. 59 die Entfernung der Chromatinkörnchen von der Äquatorialplatte links größer als rechts. Ich glaube, daß diese Deutung der Prophasen mehr Wahrscheinlichkeit hat als NÄGLER's herauskonstruierte Centriolen. Die Ringbildung in der Anaphase der Kernteilung von *A. vespertilio* (Fig. 50 u. 4) entspricht den ganz ähnlichen Bildungen in meinen Fig. 66 u. 67. Die Telophase schildert DOFLEIN in folgender Weise: „Aus den Tochterplatten beginnen sich die Binnenkörper wieder aufzubauen. Sie werden bläschenförmig, wobei das Chromatin in Form von einzelnen Körnern (ob die Chromosomen?) an den Wänden des Bläschens angelagert ist." Den gleichen Vorgang habe ich oben an der Hand der Fig. 68—73 geschildert und zugleich auf die auffallende Übereinstimmung in der Zahl der Chromatinelemente hingewiesen. Nach DOFLEIN erfolgt die Rekonstruktion der Tochterkerne während der Plasmateilung, außerdem bemerkt er: „Doch kommt es vor, daß in schon voneinander getrennten Individuen die Binnenkörper noch bläschenförmig sind und randständiges Chromatin aufweisen." Wenn man sich an das schon angeführte, in Fig. 44 abgebildete Stadium erinnert, so bekommt man den Eindruck, daß DOFLEIN die tatsächliche Rekonstruktion der Tochterkerne entgangen ist. Sie wird offenbar auch hier erst in den schon getrennten Tieren

erfolgen, und zwar in der Weise, wie es meine Fig. 74—77 darstellen. Die Sonderung des Außenchromatins vom Binnenkörperchromatin ist bei *A. vespertilio* nur im Anfang und am Ende der Teilung dentlich. Ich neige der Annahme zu, daß wir es hier im Außenkern ebenfalls nicht mit Chromatin zu tun haben, sondern mit der gleichen Substanz wie bei *A. lamellipodia.* In der Anaphase umfaßt nach Doflein „die äußere Substanz der Spindel deren zentrale Bestandteile wie ein weiter Mantel". Es scheint demnach nicht zu so ausgesprochenen kegelförmigen Bildungen zu kommen, wie ich sie beobachtete. Später freilich ist die Ähnlichkeit mit der *A. lamellipodia* wieder größer.

Ich möchte in diesem Zusammenhange noch die Teilung einer Mastigamöbe, *Mastigella vitrea* (Goldschmidt 1907) besprechen, da sich bei ihr starke Anklänge an die besprochenen Fälle finden. Goldschmidt hat nur zwei Spindelstadien beobachtet, die sich jedoch ganz gut mit den Bildern des *A. lamellipodia* vergleichen lassen. Da bei Beginn der Teilung die gesamte färbbare Substanz im Zentrum konzentriert ist (Fig. 34), hat man es de facto mit einem Kern zu tun, dem das Außenchromatin fehlt. Mithin enthält die Äquatorialplatte in Fig. 35 sämtliches Chromatin. Ihrer Entstehung geht vermutlich ein Zerfall des Binnenkörpers voraus, ähnlich wie in meinen Fig. 53—60. Dann folgen die Tochterplatten in der Weise, wie es meine Fig. 63—65 zeigen. Die Anaphase, die Goldschmidt in Fig. 36 abbildet, besitzt die gleiche Anordnung des Chromatins wie die entsprechenden Stadien bei *Actinosphaerium*, bei der *A. vespertilio* und *A. lamellipodia.* Da wir dort wissen, daß darin das gesamte Chromatin des Binnenkörpers (und überhaupt des Kernes!) vereinigt ist, so wird es bei den beiden bohnenförmigen Körpern hier ebenfalls zutreffen. Nun sagt Goldschmidt: „Außerdem sind aber an dem Verlauf der Spindel noch chromatische Stränge eingeordnet, die chromosomenartig aussehen. Ich bedaure ganz besonders, nicht weitere Teilungsstadien haben auffinden zu können, weil dieses Bild in so außerordentlicher Weise an die Spindeln erinnert, die Vahlkampf (1904) von *Amoeba limax* abbildet." Ich bin überzeugt, daß wir es bei diesen Bildungen nicht mit Chromatin zu tun haben. Einmal weist darauf ihre schwächere Färbbarkeit hin, ferner die oben angeführten Beobachtungen über die Entstehung der Äquatorialplatte und ihre Umbildung zu den Tochterplatten bei *Actinosphaerium eichhorni* und *Amoeba lamellipodia.* Schließlich braucht man nur die entsprechenden Stadien bei der *Amoeba limax* und den übrigen erst später bekannt gewordenen Formen zu betrachten, um die Unter-

schiede deutlich zu erkennen, die zwischen den bei der *Mastigella* vorliegenden „chromatischen Strängen" und dem Chromatin innerhalb der Spindel dort bestehen. Während bei den *Limax*-Amöben trotz der vorhandenen Unregelmäßigkeiten die Symmetrie des Zwischenkörpers deutlich hervortritt, sind die Elemente bei der *Mastigella* regellos über die ganze Spindel verbreitet. Meiner Meinung nach sind die „chromatischen Stränge" nichts anderes als die bei der Auflösung der Spindel so oft verschmelzenden und zu band- und stabförmigen Bildungen verklebenden Spindelfasern. Wie ich bei *A. lamellipodia* gezeigt habe (Fig. 67), erfolgt im Stadium der ringförmigen Tochterplatten die Auflösung der Spindel; auch die Fig. 36 bei Goldschmidt deutet darauf hin, vor allem rechts unten sind zwei etwas verbreiterte Spindelfasern, die später die gleiche bandförmige Gestalt hätten annehmen können. Von der starken Färbbarkeit der achromatischen Fasern während und nach ihrer Verschmelzung habe ich mich bei *Amoeba platypodia* selbst überzeugen können (vgl. Fig. 88–90). Es liegt also wohl kein Grund vor, schon in der vegetativen Teilung der *Mastigella* ein Sichtbarwerden des Dualismus der Kernsubstanzen zu vermuten. Hier ist noch nachzutragen, daß das Ende der Teilung bei der *Mastigella* wahrscheinlich ähnlich verläuft wie bei der *Amoeba lamellipodia*. Mit der von Goldschmidt beschriebenen „Archoplasmamasse", die die Tochterkerne nach ihrer Rekonstruktion verbindet, weiß ich ebensowenig anzufangen, wie er selbst. Ich vermute aber, daß sie nichts mit der Teilung zu tun hat.

Im Enddarm von Mäusen fand Wenyon (1907) Cysten einer Amöbe, die mit der *Entamoeba muris* nicht identisch war und die er als *Amoeba* sp. bezeichnet. Ihre Kernteilung ähnelt in vieler Hinsicht der von *Amoeba lamellipodia*. Die Äquatorialplatte entsteht durch Zerfall des Binnenkörpers in kleinere Granula, die Spindel ist ebenfalls tonnenförmig und die Chromosomen der Tochterplatten verkleben in der späten Anaphase miteinander. In der Telophase finden sich dann wieder einzelne Chromatinkörnchen, aus deren Vereinigung der ruhende Binnenkörper hervorgeht. In der Anaphase verschmelzen die Spindelfasern zu einem einzigen Faden. Es bleibt deshalb auch für die *Mastigella* die Frage offen, ob bei ihr möglicherweise derselbe Vorgang sich findet.

Endlich läßt sich an dieser Stelle noch am ungezwungensten die Kernteilung von *Entamoeba buccalis* (Prowazek 1904, Leyden und Loewenthal 1905) anfügen, die in einer Mitose des Binnenkörpers unter amitotischer Teilung des Außenchromatins besteht.

d) *Amoeba platypodia* n. sp.

(Taf. 8.)

Die Amöbe, der ich mich jetzt zuwende, stammt ebenfalls aus dem mehrfach angeführten Weiher in Possenhofen am Starnbergersee. Ich hatte sie nach langem Schwanken mit *Amoeba guttula* Duj. identifiziert, bin aber doch wieder davon abgekommen, da auch Herr Geheimrat Hertwig die gleichen Bedenken äußerte, die ich anfangs gegen die Identifizierung hatte.

Die Größe der *Amoeba guttula* wird — mit Ausnahme von Celli und Fiocca (2—4 μ) — auf 30—35 μ angegeben. Die vorliegende Amöbe mißt höchstens 25 μ. Nun könnte man meinen, daß auch *Amoeba guttula* in verschiedenen Varietäten vertreten sei, ähnlich den Varietäten der *Amoeba limax* und *vespertilio*. Und diese Anschauung vertritt auch Penard (1902) wenn er sagt: „Il est fort probable . . . que comme l'Amoeba limax elle représente plutôt un groupe qu'une seule espèce bien caractérisée." Ich möchte daher dem Größenunterschied keine ausschlaggebende Bedeutung beimessen.

Ich beschreibe die vorliegende Amöbe trotz ihrer vielfachen Übereinstimmung mit *Amoeba guttula* als neue Art, weil ihre sehr charakteristische Gestalt, die hauptsächlich durch die mächtige Ausbildung des Ectoplasmas bedingt wird, sich nicht mit den Bildern, die wir von *Amoeba guttula* besitzen, in Einklang bringen läßt.

Ich gebe zunächst zum Vergleiche die Diagnose, die Dujardin (1841) für *Amoeba guttula* aufgestellt hat: „Longue de 0,03 à 0,05. Diaphane, orbiculaire ou ovale, non lobée, glissant sur le verre dans une direction rectiligne, et contenant des granules très distincts. Je signale cette espèce comme l'une de celles qu'on rencontre le plus souvent, et qui cependant doit échapper le plus aisément à l'oeil de l'observateur en raison de la transparence, de la simplicité de sa forme et de la lenteur de ses mouvements."

Die von mir als *Amoeba platypodia* bezeichnete Amöbe (Fig. 9 u. 10) besitzt ebenfalls ein sehr durchsichtiges Plasma. Ecto- und Entoplasma sind deutlich geschieden, das Ectoplasma ist stark ausgebildet und sein Hauptteil dem Vorderende als breites Pseudopodium vorgelagert. Nur bei Änderungen in der Bewegungsrichtung kann ausnahmsweise seitlich ein zweites Pseudopodium dazu kommen. Diese mächtige Ausbildung des Ectoplasmas, das oft halb so groß

ist wie das ganze Tier, möchte ich als besonders charakteristisch für *Amoeba platypodia* bezeichnen.

Gerade das konnte ich aber weder in der Abbildung von *Amoeba guttula* bei Cash and Hopkinson (1905) noch bei Penard (1902) finden, nur in Fig. 2 hat Penard ein etwas größeres Pseudopodium gezeichnet. Das Entoplasma ist von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt und zeigt eine größere Anzahl von meist ansehnlichen Vacuolen (Flüssigkeits- und Nahrungsvacuolen). Dazu kommt eine sehr große kontraktile Vacuole, die gewöhnlich im Hinterende liegt, bei der Bewegung jedoch manchmal an den Vorderrand des Entoplasmas verlagert werden kann. Ihre Pulsationsdauer beträgt etwa 20 Sekunden. Der Kern ist deutlich sichtbar, man erkennt im Innern den großen ovalen Binnenkörper, der von einer hellen Kernsaftzone umgeben ist. Eine Kernmembran war nicht festzustellen, wenn auch die Begrenzung des Kernsaftraums gegen das Entoplasma recht scharf war. Gewöhnlich liegt der Kern an der Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma im Vorderende des Tieres, doch kann er wie die kontraktile Vacuole durch den Entoplasmastrom ebenfalls an andere Stellen geführt werden. Bei lebhafter Bewegung nimmt die Amöbe die Gestalt eines Dreiecks an (Fig. 9 u. 80), die vordere Begrenzung des breiten Pseudopodiums ist leicht geschlängelt, da es nicht gleichmäßig in seiner ganzen Ausdehnung vorwärtsfließt, sondern immer eine Partie nach der andern, bald hier, bald da, sich vorbuchtet. Jedoch sind diese Ansätze zu einer Pseudopodienbildung bei weitem nicht so entwickelt wie bei *Amoeba tachypodia*. Die Bewegung selbst ist langsam, sie kommt bisweilen ganz zum Stillstand und das Tier fließt breit fächerförmig auseinander (Fig. 10). Dann erfolgt gewöhnlich wie auch bei *Amoeba lamellipodia* eine Änderung in der Bewegungsrichtung. Wird, was auch vorkommt, die Richtung vollkommen umgekehrt, dann bemerkt man bisweilen, wie sich das Ectoplasma am ehemaligen Vorderende in Falten legt. Es ist mir danach wahrscheinlich, daß *Amoeba platypodia* eine dünne Pellicula besitzt, darauf weist auch ihre geringe Beweglichkeit hin, die in vieler Beziehung an die der *Amoeba verrucosa* erinnert. Außer der dreieckigen Form können die Tiere natürlich auch eine mehr rundliche oder ovale Gestalt annehmen, die als typisch für *Amoeba guttula* angegeben wird (Fig. 82 u. 84) oder sie können sich auch ziemlich lang ausstrecken wie in Fig. 87. Schutzcysten bildet die Amöbe nicht, Fortpflanzungscysten habe ich nie zu Gesicht bekommen. Die Größe beträgt: Länge 13—25 μ, Breite 8—13 μ; in abgekugeltem Zustande, während der Teilung, durchschnittlich 12 μ.

Im fixierten und gefärbten Präparat weist das Entoplasma ein sehr charakteristisches Gepräge auf: es findet sich immer eine geringe Menge recht ansehnlicher Vacuolen und die dazwischen liegenden Protoplasmastränge sind von stark färbbaren Körperchen erfüllt. Das Ectoplasma besitzt eine zierliche Wabenstruktur. Im Kernsaftraum ist Außenchromatin nicht nachweisbar (Fig. 80). Der Binnenkörper besteht aus Chromatin, Plastin und achromatischer Substanz, die im ruhenden Kern für gewöhnlich innig miteinander vereint sind; manchmal aber findet man auch da schon eine Sonderung in zwei Teile, die durch ihre Färbbarkeit scharf unterschieden sind. Solche Kerne sind in Fig. 80a—f abgebildet.

Die Kernteilung verläuft in den Grundzügen wie die der *Amoeba lamellipodia*; nur lassen sich hier wegen der geringen Größe die Einzelheiten in den Anfangsstadien nicht so genau feststellen. Man findet zunächst an Stelle eines regelmäßig abgerundeten Binnenkörpers ein unregelmäßiges Gebilde, das sich bei stärkerer Vergrößerung in einen Haufen kleiner Körnchen auflöst (Fig. 81). Durch fortschreitende Lockerung erfolgt eine deutlich sichtbare Vergrößerung des Binnenkörpers; zugleich erkennt man die einzelnen Elemente klarer: Chromatinkügelchen, die in einer schwächer färbbaren Substanz liegen (Fig. 82). Das nächste Stadium stellt dann eine Spindel dar, die stets die kurze Achse des ovalen Kernraumes durchsetzt. Die Spindelfasern sind sehr zart, die Pole abgestumpft (Fig. 83—85). Das Chromation ist in zwei Portionen verteilt: die eine bildet eine Äquatorialplatte, die andere liegt der Begrenzung des Kernsaftraumes im Umkreis der Spindelpole an. Diese plattenartigen „Polkörper", wie man sie wohl nennen muß, beschränken sich also nicht auf die Breite der Spindelpole, sondern greifen gewöhnlich etwas über sie hinaus (Fig. 83 u. 84). Die Äquatorialplatte spaltet sich in zwei Tochterplatten, die den Spindelpolen zustreben (Fig. 84 u. 85). Dabei streckt sich auch der Kernsaftraum in dieser Richtung aus, so daß von nun ab die Spindel in seiner Längsachse zu liegen scheint (vgl. den Unterschied zwischen den Fig. 84 u. 85!). Wenn die Tochterplatten am Ende der Spindel angelangt sind, haben sich infolge dieser Streckung die Polkörper von der Kerngrenze entfernt und umgeben jetzt bogenförmig die Spindelpole (Fig. 86 u. 87). Die Zahl der Chromosomen scheint 8—10 zu betragen; Genaueres war darüber nicht zu ermitteln.

Bisweilen können die einzelnen Körnchen der Polkörper teilweise miteinander verkleben wie es Fig. 83 zeigt. Am späteren Verlauf der Teilung verklumpen alle zu einem Körper und zwar

früher als es die Chromosomen tun (Fig. 87). Es wird dann ein Centriol vorgetäuscht — aber ich möchte nochmals bemerken, daß das normale Verhalten der Polkörper so ist, wie es Fig. 84 wiedergibt; ich konnte das an einer großen Zahl derartiger Stadien feststellen.

Das Aussehen des Kernes während der nächsten Phase der Teilung ist charakteristisch für die Amöbe. Die Tochterplatten haben sich mit dem Polkörperchromatin zu einem kompakten Körper vereinigt, der einer sich öffnenden Blütenknospe einigermaßen ähnelt (Fig. 88). Es sind zwei nach innen gewandte Kalotten, deren Ränder in Zipfel ausgezogen sind. Die Spindelfasern beginnen zu verkleben, um endlich, wie in Fig. 89, einen stärker färbbaren Strang darzustellen. An dessen Enden sitzen die Tochterplatten als ausgehöhlte Halbkugeln, deren Höhlungen nach innen gerichtet sind. Die zipfelförmigen Fortsätze sind gewöhnlich verschwunden (links sind noch zwei kurze Stummel vorhanden). Der aus den Spindelfasern hervorgegangene Verbindungsfaden braucht durchaus nicht so gestreckt zu verlaufen wie in Fig. 89. In den späteren Stadien ist er sogar regelmäßig in der Weise an den Enden umgebogen wie es Fig. 90 zeigt. Man findet daher gewöhnlich die beiden Chromatinhohlkugeln gegen ihre frühere symmetrische Lage stark verschoben. Zugleich tritt in den Tochterkernen durch Scheidung in zwei verschieden färbbare Substanzen, vielleicht infolge von Vacuolisierung, eine mehr oder minder regelmäßige Zeichnung hervor (Fig. 90). Man findet bei günstiger Lagerung des Kernes wie in Fig. 91—93 an der Peripherie 6 sich stärker färbende Körnchen, die untereinander und mit einem zentral liegenden durch Fäden verbunden sind, also auch hier wieder ein Gebilde, das man als Centriol beargwöhnen könnte.

Die Rekonstruktion der Tochterkerne läßt sich wegen der Kleinheit des Objekts schwer mit Sicherheit feststellen; doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß die zuletzt beschriebene Anordnung des Chromatins nur ganz allmählich in die kompakte der Fig. 80 übergeführt wird. In dem Maße wie das Chromatin an Masse zunimmt, erfolgt eine Vermehrung der einzelnen Kügelchen, bis endlich das Stadium, von dem wir ausgingen, erreicht ist. Ich schließe das aus dem verschiedenen Aussehen der Kerne.

Das Verhalten des Kernsaftraumes ist zum Teil schon erörtert. Nachdem er die oben beschriebene Gestaltsveränderung durchgemacht hat, kann man ihn als zusammenhängendes Gebilde noch auf dem Stadium der Fig. 90 verfolgen, wo er den Verbindungsstrang als enger Zylinder umschließt. Mit dem Verschwinden des Verbindungs-

stranges schwindet auch der ihn umschließende schlauchartige Abschnitt des Kernsaftraums.

Der Protoplasmakörper kugelt sich auch hier gewöhnlich erst in der späten Anaphase der Kernteilung ab (Ausnahmen s. Fig. 87 u. 89). Zugleich — und zwar erfolgt der Vorgang ganz plötzlich — starrt das ganze Tier von spitzen Pseudopodien, wie es sehr schön Fig. 86 darstellt. Das Tier in Fig. 88 scheint im Augenblick der Abkugelung fixiert zu sein. In der Morgensternform bleibt die Amöbe während der Streckung zum Ellipsoid und der Durchschnürung (Fig. 90 u. 91). Dann kommt ein Moment, wo die Pseudopodien eingezogen werden (Fig. 92) und im nächsten Augenblicke treten auf den abgewandten Seiten die typischen breiten Pseudopodien hervor (Fig. 93) und die Tiere entfernen sich voneinander.

Auf die Ähnlichkeit dieses Teilungsvorgangs mit dem bei *Amoeba lamellipodia* beschriebenen habe ich schon oben hingewiesen. Hier seien nur noch einmal die wesentlichen Punkte hervorgehoben: der Zerfall des Binnenkörpers zur Bildung der Äquatorialplatte, die Verschmelzung der Chromosomen in der Anaphase zu kompakten Körpern und deren Auflösung in der Telophase. Eine Besonderheit sind hier die scharf hervortretenden plattenartigen Polkörper, die mit denen bei *Amoeba proteus* noch die größte Ähnlichkeit haben, da sie sich bei ihr ebenfalls aus chromatischer Substanz aufbauen, während die Polplatten des *Actinosphaerium* aus dem achromatischen Kernnetz hervorgehen und sich nur infolge ihrer dichten und homogenen Beschaffenheit mit Eisenhämatoxylin so stark färben.

Andererseits erinnert das Aussehen der Anaphase auch an das gleiche Stadium bei *Amoeba tachypodia* und überhaupt an die nach dem *Limax*-Typus sich teilenden Amöben. Die Polkörper entsprechen einander, daher der gleiche Name; die Tochterplatten sind den Zwischenkörpern homolog. Ich werde darauf später noch einmal zurückkommen.

In der Arbeit von Loewenthal (1903) über *Basidiobolus lacertae* fand ich einen Teilungsmodus beschrieben, der dem der *Amoeba platypodia* außerordentlich ähnlich ist. Auf die von Loewenthal beschriebenen Unterschiede zwischen vegetativer und generativer Kernteilung gehe ich nicht näher ein, ich glaube, daß der „Walze“ keine ausschlaggebende Bedeutung beizumessen ist. Wichtig ist hier nur die ganz gleichartige Sonderung des Chromatins in vier Platten, die in der Anaphase beider Teilungen bei *Basidiobolus* klar zutage tritt. Die Metaphase hat L. nur bei der „generativen“

Teilung gefunden und abgebildet. Sie wird (was übrigens auch die Meinung Vahlkampf's ist) in gleicher Weise bei der vegetativen Teilung auftreten. L.'s Fig. 58—62 entsprechen in überraschender Weise meiner Fig. 83. Die Spindelfasern der *Amoeba platypodia* sind beim *Basidiobolus* durch gestreckte Waben ersetzt, die „Walze" entsteht wohl mehr als Zufallsbildung, indem zwei Wabenreihen noch mit Chromatin infiltriert sind. Fig. 59 weist darauf hin. Die Äquatorialplatte spaltet sich in zwei Tochterplatten (vgl. Fig. 62 und meine Fig. 84). Vollkommen übereinstimmend sind dann wieder die späten Anaphasen, wie sie L. von der vegetativen Kernteilung abbildet (Fig. 50 u. 51) mit den entsprechenden Stadien der *Amoeba platypodia* (Fig. 86 u. 87), nur sind ebenfalls beim *Basidiobolus* an Stelle der Spindelfasern langgestreckte Waben vorhanden. Hieraus erklärt sich auch das Fehlen eines stabförmigen Gebildes im weiteren Verlaufe der Kernteilung.

Nach Fairchild's Untersuchungen an *Basidiobolus ranarum* (1897) schwindet in der Prophase der Teilung der Binnenkörper und „die einzelnen Chromosomen sammeln sich in der Mitte so an, daß sie mit einigen Lininfasern an der Kernwand aufgehängt erscheinen". Einen derartigen Zustand fand ich oft auch bei *Amoeba platypodia*; ich vermute, daß die Kernteilung des *Basidiobolus ranarum* ganz ähnlich verläuft, wie die der *Amoeba platypodia.*[1])

Die beiden distalen Platten in der Anaphase von *Basidiobolus lacertae* hat schon Vahhkampf seinen Polkörpern und den Polplatten des Actinosphaeriums gleichgesetzt. Ich kann das nach meinen Befunden an *Amoeba platypodia* noch bestimmter behaupten. Ferner hat derselbe Autor die Entstehung des Vierplattenstadiums auch bei der „vegetativen" Teilung L.'s aus einem Dreiplattenstadium (Äquatorialplatte und zwei Polplatten) gefolgert. Ich kann das mit meiner Figurenreihe 83—86 beweisen. Wahrscheinlich haben wir bei *Basidiobolus lacertae* einen ursprünglicheren Teilungsmodus gegenüber dem etwas weiter ausgebildeten von *Basidiobolus ranarum* und *Amoeba platypodia* vor uns. Ich entnehme das aus dem Verhalten der achromatischen Substanz: Wabenreihen im ersten, Spindelfasern in den beiden anderen Fällen.

[1]) Die soeben durchgeführten Vergleiche weisen von neuem auf die Notwendigkeit eines Zusammenarbeitens der Zoologen und Botaniker in den Grenzgebieten ihres Arbeitsbereiches hin.

Allgemeiner Teil.

1. Die Typen der Kernteilung bei Amöben.

Die verschiedenen Arten der Kernteilung bei Amöben, die wir heute kennen, lassen sich in zwei Gruppen unterbringen, die man beide noch in je zwei Unterabteilungen zerlegen kann. Nach besonders charakteristischen Vertretern bezeichne ich sie als *Limax*-Typus und *Lamellipodia*-Typus.

1. *Limax*-Typus:

Der Binnenkörper teilt sich in der Prophase durch hantelförmige Durchschnürung.

a) Spindel mit Chromosomenplatten und chromatischen Polkörpern, beide Bestandteile auch im Ruhekern getrennt.

Hierher gehören: *A. diplomitotica*, *A. diploidea*, *A. tachypodia*. — *Paramoeba eilhardi* und *A. crystalligera* lassen sich nur hier anschließen.

b) Spindel mit Chromosomenplatten und chromatischen Polkörpern, beide Bestandteile im Ruhekern zu einem gemeinsamen Binnenkörper vereinigt.

Als Vertreter sind zu nennen: *A. limax*, *A. froschi*, *A. lacertae*, *A. spinifera*, *A. lacustris*, *A. verrucosa*. — Vielleicht gehören sämtliche Arten der Gattung *Entamoeba* hierher.

2. *Lamellipodia*-Typus:

Der Binnenkörper wird in der Prophase aufgelöst.

a) Spindel mit Chromosomenplatten und schwach ausgebildeten chromatischen Polkörpern.

Die Angehörigen dieser Gruppe stellen Übergangsformen zwischen den beiden Typen dar wegen ihrer Polkörper; es sind: *A. binucleata*, *A. proteus*, *A. platypodia* und wahrscheinlich *A. albida*.

b) Spindel mit Chromosomenplatten, ohne chromatische Polkörper.

Anzuführen sind: *A. lamellipodia*, *A. vespertilio*, *Mastigella vitrea* und wahrscheinlich *A. horticola*.

Ob das Verhalten bei der Teilung, speziell die Teilung des Kernes, später als Grundlage für eine rationellere Systematik der Amöben benutzt werden kann, läßt sich heute allgemein noch nicht sagen, da unsere Kenntnisse bei dieser Ordnung der Rhizopoden

noch recht gering sind. Dagegen läßt sich jetzt schon die Gruppe der sog. *Limax*-Amöben scharf zusammenfassen und für ihre einzelnen Arten gibt es nur ein sicheres Kennzeichen: die Kernteilung

Ferner ist zur Unterscheidung der einzelnen Varietäten einer Art außer eventuellen Größenunterschieden die Kernteilung ein sicheres Kriterium. Ein sehr schönes Beispiel für solche Varietäten kennen wir in den drei *Limax*-Amöben *A. limax*, *A. diplomitotica* und *A. tachypodia*, die sich durch ihren „Zwischenkörper" scharf von den übrigen Angehörigen der weiteren *Limax*-Gruppe unterscheiden, die aber jede eine besondere Modifikation ihres Teilungstypus verkörpern. Ähnliche Varietäten sind wahrscheinlich *A. vespertilio* und *A. lamellipodia*.

Eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Amöbenteilung wird die Zahl der Varietäten sicher vermehren und dadurch zugleich zur Vereinfachung der Systematik beitragen.

2. Centriolen, Kerndualismus, Centrosomen.

a) Centriolen.

Die Befunde Nägler's, daß bei der Teilung des Caryosoms der von ihm untersuchten Amöben stets ein Centriol auftritt und aktiv mitwirkt, und meine Beobachtungen, aus denen das Fehlen derartiger Centren bei sehr verschieden gearteten Amöben hervorgeht, zwingen mich, Stellung zu nehmen zu der Frage nach dem allgemeinen Vorkommen von Centriolen bei Protozoen.

Als erste haben Schaudinn und Prowazek (1904) Centriolen bei Trypanosomen nachgewiesen. Dann hat sie Hartmann bei *Entamoeba tetragena* und sog. *Limax*-Amöben beschrieben und gemeinsam mit Prowazek (Hartmann und Prowazek 1907) zu einem Ausbau der Lehre Schaudinn's von der Zweikernigkeit der Protozoenzelle verwandt. Seit dieser Zeit haben Hartmann und seine Schüler systematisch den Nachweis von Centriolen im Caryosom aller Protozoen zu erbringen versucht.

In seiner letzten Arbeit (Hartmann und Chagas 1910a) faßt Hartmann die erreichten Resultate in dem Satz zusammen: „Das allgemeine Vorhandensein von Zentralorganen im Caryosom aller Protozoen kann jetzt als eine wohlbegründete wissenschaftliche Tatsache gelten". Darin kann ich Hartmann nicht beistimmen und ich werde meine Zweifel im folgenden näher ausführen. Ich muß ihm aber direkt widersprechen, wenn er sagt: „Der Befund (Hartmann's und Nägler's Nachweis von Centriolen bei Amöben, Anm.) wurde

ferner von verschiedenen anderen Autoren für weitere Amöben-Arten bestätigt, so daß die Anschauung, die in Nägler's Arbeit ausgesprochen ist, daß das Caryosom der Amöben stets ein Centriol einschließt, jetzt schon als gesichert gelten kann". Nehmen wir zunächst die „anderen Autoren".

Swellengrebel (1910) beginnt seine Arbeit mit einer captatio benevolentiae: „Seit der erschöpfenden Arbeit Nägler's über die Amöben des *Limax*-Typus ist die Morphologie dieser Gebilde uns so eingehend bekannt, daß weitere Veröffentlichungen auf diesem Gebiete nur noch Bestätigungen bringen können." Der Autor hat zunächst die Zweiteilung im Leben nicht verfolgt, weiß also auch nicht, wie die Tiere dabei aussehen. Seine „Kernteilungsbilder" erinnern mich sehr an Fragmentierungen des Binnenkörpers, wie ich sie auch bei *Amoeba platypodia* feststellen konnte, mit der übrigens die *Amoeba salteti* einige Ähnlichkeit zu haben scheint. Ich vermute, daß die tatsächliche Kernteilung im besten Falle an die Bilder Swellengrebel's erinnert. Auf die Encystierung einzugehen, halte ich nicht für nötig. Es wird am besten sein, wenn die Arbeit nicht erst Eingang in die Literaturverzeichnisse findet. Jedenfalls kann Swellengrebel kaum als Zeuge für Nägler herangezogen werden.

Ebenso sind die Teilungsbilder, die Schepotieff (1910) von *Amoeba flava* gibt, wohl mit Vorsicht aufzunehmen. Wenn die Äquatorialplatte der Fig. 42 tatsächlich so aussieht, dann kann keine Anordnung des Chromatins vorausgehen wie in Fig. 41; außerdem man müßte annehmen, daß die angelegten Polkörper wieder vollkommen nach der Mitte der Spindel abfließen, was ziemlich unwahrscheinlich ist. Ferner kann wieder aus Fig. 42 schwerlich Fig. 39 abgeleitet werden. Damit werden die „rundlichen", als Centriolen beargwöhnten „Körperchen" im Innern des Caryosoms noch fragwürdiger.

Das sind die beiden einzigen mir bekannten Arbeiten über Amöben, die nach Hartmann eine Bestätigung für Nägler's Befunde bedeuten. Es bleibt also nur Hartmann und sein Schüler Nägler übrig. Ebenso stammt der größte Teil der Beobachtungen, die Hartmann als Beweis für den zuerst zitierten Satz aufzählt, von ihm und seinen Schülern.

Die beiden Arbeiten von Aragão (1909 u. 1910) sind unter Anleitung von Prowazek entstanden. Aragão gehört damit dem Kreise der an der Centriolenfrage interessierten Forscher an.

Nun ist sicher in vielen Fällen bei der Kleinheit der Objekte die Entscheidung, ob ein Centriol vorliegt oder nicht, Sache der

persönlichen Auffassung. Ich verweise nur auf folgende beiden Fälle: in Tafel IV, Fig. 5 und Taf IX, Fig. 85 (Hartmann und Chagas 1910) können die Centriolen ebensogut Außenchromatin sein und sind es meiner Meinung nach auch; in Taf. I, Fig. 3 (Hartmann 1910) würde ich nicht wagen, die beiden Körnchen als Centriolen zu bezeichnen und in der schwächer vergrößerten Fig. 2 treten sie auch lange nicht so scharf hervor.

Wir wissen, daß sich schon bei Metazoen sehr oft Schwierigkeiten in der Identifizierung der Centriolen ergeben, und doch haben wir dort in der Sphäre einen sicheren Anhaltspunkt, der das Auffinden wesentlich erleichtert. Bei Protozoen sind Strahlungen im Umkreis der Centrosomen nicht sehr häufig, wenn wir von den Gregarinen absehen. Die Centriolen, um die es sich hier handelt, unterscheiden sich von den typischen Centriolen der Metazoen darin, daß sie nicht Ausgangspunkt von Strahlungen sind. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn sich Meinungsverschiedenheiten ergeben. Immerhin sollte das Suchen nach Centriolen nicht soweit getrieben werden, daß ganz harmlose Kügelchen verdächtigt werden, wie es Nägler in dem oben S. 88 angeführten Fall bei der *Amoeba vespertilio* tut.

Ich möchte hier auf einen Fall hinweisen, in dem mit aller wünschenswerten Klarheit „Centriolen" und ihre Teilung vorgetäuscht wurden, die sicher keine sind, da sie ja bei der Kernteilung gar keinen Platz fänden. In Fig. 78 u. 79 habe ich zwei Kerne der *Amoeba lamellipodia* abgezeichnet, in denen sich ein oder auch zwei Körnchen genau so scharf beobachten ließen, wie es die Abbildungen zeigen. Da ich im Anfang selbst eifrig nach Centriolen gefahndet habe, so griff ich auch die dargestellten Gebilde mit Begeisterung auf. Dann fanden sich auch schöne Centrodesmosen dazu [1]) — bis ich die eigentliche Teilung der Amöbe kennen lernte. Es handelt sich hier sicher um Fixierungsprodukte, die dadurch entstehen, daß der periphere Chromatinbelag des Binnenkörpers verklumpt und die im Innern enthaltenen Chromatinkügelchen deshalb scharf abgesetzt sind. Zudem handelt es sich um eine sehr alte und ganz dicht besetzte Agarkultur, die vor der Encystierung stand und in der Teilungen fast gar nicht mehr vorkamen, wie ich durch Absuchen mehrerer Deckgläschen mit Tausenden von Amöben feststellen konnte. Andererseits findet man gelegentlich bei der *Amoeba lamellipodia* im Leben ein stärker lichtbrechendes Kügelchen im Binnenkörper, so daß also auch Lebendbeobachtungen nicht unbedingt bindend sind.

[1]) Vgl. Textfig. 5.

Die folgenden Ausführungen haben ihren Zweck erreicht, wenn man in Zukunft mit den Centriolen etwas vorsichtiger verfährt.

Nach den Abbildungen, die Nägler gibt, scheinen bei einigen der von ihm untersuchten Amöben Centriolen vorzukommen; immerhin wäre eine Nachprüfung wünschenswert. Vor allem vermisse ich auf Taf. II die Abkugelung des Plasmakörpers, die nach meiner Überzeugung bei allen Amöben früher oder später eintritt.

Meist ist, wie ich oben auf S. 45 gezeigt habe, die Kernteilung schon bis zum Stadium der Tochterplatten gediehen, wenn sich die Amöbe abkugelt. Man sollte bei Untersuchungen über Amöbenteilung zunächst sein Augenmerk auf Tiere richten, deren Kern sich in der Anaphase der Teilung befindet und deren Körper abgekugelt ist. Daneben kommen dann auch noch die späteren Phasen der Teilung in Betracht: Körper ein Rotationsellipsoid oder biskuitförmig. Man bekommt auf diese Weise sichere und zugleich äußerst charakteristische Ausschnitte der Kernteilung. Ferner — und das ist die Hauptsache — gewinnt man einen Standpunkt, von dem aus man beurteilen kann, ob es sich bei einer Kernveränderung um ein Teilungsstadium handelt oder nicht; d. h. man erhält Richtlinien für die Teilung. Ich will den Wert eines derartigen Vorgehens an zwei Beispielen darlegen.

1. Um die Kernteilung von *Amoeba horticola* Nägler festzustellen, kann man von Fig. 69 ausgehen (Anaphase, Rotationsellipsoid!). Diese lehrt, daß Fig. 70 u. 71 Teilungsstadien sind; andererseits wird es wahrscheinlich, daß Fig. 68 u. 67 die vorhergehenden Stadien sind. Aber damit sind wir am Ende; Fig. 67 kann nur aus einer typischen Spindelfigur mit Äquatorialplatte abgeleitet werden. Wie sich Nägler die Entstehung der Tochterplatten aus Fig. 66 vorstellt, ist mir nicht klar.

2. In Fig. 81 bildet Nägler eine *Amoeba albida* ab, deren Kern sich in der späten Anaphase der Teilung befindet und deren Plasmakörper schon biskuitförmig ist (bei der Fixierung freilich ist die regelmäßige Gestalt etwas deformiert worden). Das ist ein sicheres Stadium. Den stark färbbaren Verbindungsfaden zwischen den Tochterplatten finden wir auch in Nägler's Fig. 69 u. 70 von *Amoeba horticola*, und der Verf. sagt, daß wir ihn „uns aus den sechs Spindelfasern entstanden denken müssen". Man sollte meinen, daß auch das ganz ähnliche Gebilde in Fig. 81 eine solche Genese haben müßte.[1])

[1]) Nach meinen Befunden an *Amoeba platypodia* wird diese Annahme zur Gewißheit.

Aber in keiner der vorhergehenden Fig. 73—80 bei Nägler findet sich auch nur eine Andeutung von Spindelfasern. Ich komme daher zu dem Schluß, daß Fig. 73—80 keinesfalls Teilungsstadien sind. Über ihre Aufeinanderfolge ist sich übrigens Nägler selbst nicht klar. Ganz unverständlich bleibt folgender Satz: „Der ganze weitere Teilungsvorgang verläuft nun so schnell, daß alle weiteren Einzelheiten ineinander übergehen". Wir dürfen doch wohl annehmen, daß die Schnelligkeit der Teilung in direktem Verhältnis zur Größe des Tieres steht. Warum soll also die Teilung bei der 20—30 μ großen *Amoeba albida* schneller verlaufen als bei der nur 8—12 μ großen *Amoeba froschi*, für die Nägler die aufeinander folgenden Veränderungen des Kernes Schritt für Schritt gibt? Und wenn auch Nägler's Annahme zuträfe, so hätte er immer noch keinen Grund zu seiner obigen Angabe. Denn unsere Dauerpräparate stellen doch Augenblicksbilder dar, sozusagen kinematographische Aufnahmen aus dem Verlauf der Teilung. Wenn wir nur genügend viel „Aufnahmen" gemacht haben, so werden wir in unserer Serie auch jede Veränderung unseres Objekts wiederfinden — es kann also nicht die Rede davon sein, daß die Einzelheiten ineinander übergingen.[1]) Vielmehr wird man Nägler den Vorwurf nicht ersparen können, daß er mit unzureichendem Material gearbeitet hat.

Gegen die Auffassung seiner Fig. 73—80 als Teilungsstadien spricht außer den angeführten Gründen noch das Verhalten des Außenchromatins. In Fig. 81 fehlt es offenbar[2]), es muß also Umwandlungen erlitten haben. In Fig. 73—80 dagegen bleibt es ganz unverändert; eine Ausnahme scheint Fig. 75 zu bilden, die aber trotzdem kein Teilungsstadium wird.

Selbstverständlich verlange ich nun nicht, daß die Teilung von *Amoeba albida* so verlaufen soll wie die von *Amoeba horticola* oder *A. platypodia*; in den Grundzügen wird sie sicher mit ihnen übereinstimmen. Ob nun Polkörper vorhanden sind wie bei *Amoeba platypodia* und vielleicht bei *Amoeba albida*, oder ob sie fehlen, wie wahrscheinlich bei *Amoeba horticola*: in allen drei Fällen verschmelzen die Spindelfasern zu einem einheitlichen Faden, der sehr lange erhalten bleibt.

[1]) Den gleichen Fehler wie Nägler begeht übrigens Erdmann (1910), wenn sie von ihren bei 25° gezüchteten Amöben (*A. diploidea*) sagt: „Da die Kernteilungen entschieden schneller verlaufen, so sind die feineren Züge der Kernteilung hier verwischter, die feinen Körnchen, die in Parallelreihen die auffallenden Teilungsfiguren bilden, verschwinden, das Chromatin ist stärker verklumpt". Das letzte kann ebenso gut eine Folge der Fixierung sein.

[2]) Die punktierte Linie im Umkreis der Tochterkerne soll doch wohl die Kernmembran sein?

Nach meinen Erfahrungen an *Amoeba platypodia* muß ich das Vorkommen von Centriolen bei *Amoeba horticola* und *Amoeba albida* als unwahrscheinlich bezeichnen. Über das „Centriol“ in Fig. 67 sollte man eigentlich schweigen. Es ist ein „Korn“ nur auf der einen Seite vorhanden; da aber auch dieses später „in die Polplatten aufgenommen wird“, wie Nägler versichert, so muß man wohl annehmen, daß es sich nur etwas verspätet hat, weil es beinahe ins Plasma geraten wäre. Wahrscheinlich finden sich in dem betreffenden Präparat noch mehr derartige „Körner“; da aber das Protoplasma „halb schematisch gezeichnet“ ist, kann man sich darüber nicht unterrichten. Ich glaube, daß außer Nägler niemand das „Centriol“ gefunden hätte.

Dieser Fall und die von Nägler bei *Amoeba vespertilio* entdeckten „Centriolen“ scheinen mir typisch zu sein für die Leichtigkeit mit der — nicht allein von Nägler! — überall Centriolen gefunden werden.

Die Kernteilung von *Amoeba diploidea* verläuft ähnlich wie die der *Amoeba tachypodia*; nur ist das ganze Chromatin so stark verklumpt, daß man sich nicht von dem Eindruck losmachen kann, daß es sich hierbei um schlecht fixiertes (oder gefärbtes?) Material handelt. Mit der Centrodesmose in Fig. 111 weiß ich nichts anzufangen; ich kann aber wohl versichern, daß mir ein derartig scharf umrissener Faden nicht entgangen wäre, wenn er sich bei *Amoeba tachypodia* fände.

Aus der ganzen Arbeit Nägler's geht hervor, daß er über viel zu geringes Material verfügte, wenn er auch das Gegenteil behauptet.

Bei *Amoeba diploidea* hat Nägler die Teilung des Centriols nicht verfolgen können, „da die Chromatinmasse des Caryosoms bei der Teilung so verbacken ist, daß trotz schärfster Differenzierung eine Sonderung nicht erkennbar ist“. Diese Lücke hat neuerdings Rhoda Erdmann (1910) ausgefüllt. Wenn schon ihre „Centriolen“ in Fig. 1 und die „Centrodesmose“ in Fig. 2 (rechts) merkwürdig aussehen, so scheint mir für eine Kritik ihrer Befunde besonders der Umstand beachtenswert, daß die Centriolen in einem mittleren Teilungsstadium sich nicht darstellen ließen. Es fehlt ihnen demnach die Kontinuität, die nach Hartmann gerade ihr Hauptmerkmal ist. Sollte es nicht besser sein, der *Amoeba diploidea* Centriolen ganz abzusprechen?

Elmassian (1909) gibt an, daß es ihm trotz zahlreicher Versuche unmöglich gewesen sei, ein Centriol im Caryosom von *Entamoeba minuta* nachzuweisen. Die Annahme, daß das Caryosom der Amöben ein Centriol enthalten müsse, hält er — wie auch ich — für irrig.

Seine Ausführungen dürfen hier im Zusammenhang mit meinen Bemerkungen über *Amoeba diploidea* ein besonderes Interesse beanspruchen. Er schreibt: „Il serait peut-être prudent pensons nous, de ne pas trop généraliser l'opinion que chez toutes les espèces amibiennes il y aurait dans le caryosome un corpuscule central et de dire quand on ne peut pas le mettre en évidence que c'est à cause de la chromatine qui le couvre et le rend invisible comme le font Nägler et Rosenbusch" . . . (Man vergleiche hierzu meine Besprechung der Arbeit Rosenbusch's S. 106 u. 107.) Daß die Arbeit Aragão's (1909) nicht als unbeeinflußt angesehen werden kann, habe ich oben S. 99 schon dargelegt. Es sollte mich wundern, wenn bei der Teilung von *A. diplomitotica*, die der *A. tachypodia* so sehr ähnlich ist, ein Centriol vorhanden wäre.

Was meine Untersuchungen anlangt, so möchte ich hier nochmals das Fehlen von Centriolen bei allen vier Formen feststellen. Ich habe mich bemüht, bei der Auswahl meiner Abbildungen für jeden Teilungsschritt eine Figur zu geben, damit man mir nicht vorwerfen kann, daß ich gerade das Stadium nicht gesehen hätte, wo die Centriolen hervortreten. Ich weiß, daß man mir sagen wird, daß bei *A. platypodia* sehr leicht eins der Chromatinkörnchen in den Polkörpern das Centriol sein könne; man wird auch vermuten, daß das Centriol bei *A. tachypodia* und *A. lamellipodia* deshalb nicht zu sehen sei, weil es auch da zwischen ähnlich gestalteten Chromatinkörnchen liege; man wird ferner einwenden, daß man in einem „so schwammigen Gebilde" wie es der Binnenkörper der *A. verrucosa* sei, das Centriol nicht feststellen könne — mit solchen Argumenten kann man freilich überall Centriolen finden.

Wenn ich jetzt noch auf die vor Nägler liegenden Arbeiten über Amöbenteilung eingehe, so kann ich mich kurz fassen. *A. binucleata*, *A. proteus*, *A. vespertilio*, *Mastigella vitrea*, *A. sp.* Wenyon und *Entamoeba buccalis* sind auf S. 86 ff. ausführlich besprochen worden, ebenso *A. limax*, *Entamoeba muris* und *E. ranarum* auf S. 71 ff. Bei keiner wurde ein Centriol beschrieben.

Indessen *Amoeba crystalligera* (Schaudinn 1894) enthält nach Nägler ein Centriol. Da jedoch auf den klaren Bildern Schaudinn's nirgends ein Körnchen zu finden war, vor allem nicht in Fig. II b, wo es im Hantelstadium auftreten müßte, so blieb nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß hier „die chromatische Substanz mit dem Centriol verbacken ist. Damit kann man freilich alle Fälle, in denen Centriolen offenbar fehlen, doch noch für die Lehre retten. Daß dieses „verbacken" selbst bei Hartmann und seinen Schülern

recht oft vorkommt, gibt zu denken. *A. crystalligera* hat sicher kein Centriol.

Macht man sich die Hartmann'sche Auffassung über das Vorkommen von Centriolen bei allen Protozoen zu eigen, dann müßte der Nebenkörper der *Paramoeba eilhardi* (Schaudinn 1896a) ebenfalls ein Centriol einschließen. Denn der Nebenkörper entspricht dem kinetischen Teil des Kernes anderer Amöben, also z. B. den Polkörpern der *A. tachypodia*, und dieser enthält nach Hartmann stets ein Centriol. Davon kann aber nach Schaudinn's Schilderung nicht die Rede sein, denn bei Eisenhämatoxylinfärbung nach Vorfärbung mit Bordeauxrot wird das Mittelstück des Nebenkörpers tiefschwarz; „doch ist zu bemerken, daß hierbei nur die im Leben stark lichtbrechenden Körnchen, die dasselbe erfüllen, die Färbung annehmen, die Zwischensubstanz bleibt farblos; ebenso färben sich in den seitlichen Halbkugeln nur die Körnchen schwarz". Bei der Teilung des Nebenkörpers, die Schaudinn nur in den Flagellaten beobachtet hat, treten die Hälften des stark färbbaren Mittelstücks an die Pole der Spindel, ohne daß bei ihrer Durchschnürung Centriolen auftreten.

Man kann also, wenn man das Resultat der vorstehenden Besprechung in einem Satz zusammenfassen will, nur sagen: Es sind bei Amöben Centriolen während der Teilung in einigen wenigen Fällen beschrieben worden; ihnen steht jedoch eine überwiegende Zahl von Kernteilungen gegenüber, in denen Centriolen nicht beobachtet wurden oder sogar ihr Fehlen ausdrücklich festgestellt wird.

Bei den Mastigophoren, zu denen ich jetzt übergehe, muß man meiner Meinung nach zunächst einmal eine Scheidung in zwei Gruppen eintreten lassen und zwar in 1. alle Formen, bei denen vorübergehend der gesamte Geißelapparat mit Basalkorn und Blepharoplast rückgebildet und später neu aus dem Hauptkern gebildet wird; 2. Formen, bei denen das nicht festgestellt wurde. Für letztere erscheint mir das allgemeine Vorkommen von Centriolen unwahrscheinlich. Bei den ersteren wäre zu erwägen, ob hier tatsächlich ein echtes Centriol vorliegt, oder ob wir dabei nicht zwei Vorgänge, die Teilung des Caryosoms und des von ihm umschlossenen Körperchens, wegen ihrer morphologischen Ähnlichkeit mit der Teilung einer Sphäre samt ihrem Centriol in den gleichen ursächlichen Zusammenhang bringen, obwohl er vielleicht nicht besteht. Um mich besser verständlich zu machen, führe ich die Verhältnisse bei *Haemoproteus noctuae* an, wie sie uns Schaudinn (1904) geschildert hat. Der

Geißelapparat stammt in direkter Linie vom Zentralkorn des Kernes ab, das also eine ständige Reserve dafür vorstellt. Bei der Teilung schnürt sich die zentral liegende Substanz nach Art der echten Centriolen hantelförmig durch, die Teilstücke bleiben durch einen feinen Faden miteinander in Verbindung; um die so entstandene Zentralspindel gruppiert sich das Chromatin im Äquator, so daß ein Bild entsteht, wie wir es von der Centrosomenteilung bei Metazoen schon lange kennen. Wenn nur Geißel und Basalkorn rückgebildet wurden, dann schnürt der Blepharoplast ein neues Basalkorn ab, aus dem die neue Geißel sproßt. Erst bei Verlust des Blepharoplasten erfolgt ein Zurückgreifen auf die Hauptreserve im Hauptkern. Es wäre danach das „Centriol" als die im Hauptkern persistierende Basalkornsubstanz aufzufassen. Daß dieses Gebilde bei der Teilung wie ein echtes Centriol sich verhält, reicht meiner Meinung nach nicht aus, um meine Ansicht als falsch zu erweisen; denn wir kennen bei Trypanosomen zwei Fälle, wo die geteilten Blepharoplasten, also sogar Kerne, an die Pole der Spindel des Hauptkernes treten und dadurch eine Spindel mit Centrosomen vortäuschen (França und Athias 1907, Rosenbusch 1909).

Jedenfalls liegt bei *Haemoproteus* eine ganz spezielle Differenzierung vor, die sich schon mit den übrigen Trypanosomen nicht mehr vergleichen läßt. Bei diesen tritt die Notwendigkeit, einen neuen Blepharoplasten zu bilden, viel seltener ein als bei *Haemaproteus* (NB. Voraussetzung für diese ganze Betrachtung ist, daß die Trypanosomen sich tatsächlich in intracelluläre Stadien umwandeln, was bekanntlich keineswegs erwiesen ist!). Daher wird auch die Basalkornsubstanz erst im Bedarfsfalle im Caryosom abgesondert und persistiert nicht während des ganzen Lebens als „Centriol" in ihm. Bei der Kernteilung teilt sich der Blepharoplast als selbständiger Kern, das eine Teilstück behält Basalkorn und Geißel, das andere bildet beide neu durch Abschnürung. Es liegt also kein Grund vor, im Caryosom des Hauptkerns Basalkornsubstanz abzusondern.

Nun hat aber Rosenbusch (1909) Centriolen bei der Teilung des Hauptkerns beschrieben. Ich kann seine Bilder nicht als überzeugend ansehen. Schon daß der Autor sich so starke Beschränkung in seinen Ausdrücken auferlegt, ist auffällig. Er sagt vom Hauptkern: „In dessen Innerem befindet sich das Centriol als ein kleines dunkler gefärbtes Körnchen, das während der Anfangsstadien der Teilung öfters gut zu erkennen ist." Warum sagt er nicht: „immer gut zu erkennen" ist? In seinen Figuren findet sich aber die hantelförmige Durchschnürung des Centriols nur in Fig. 9—11 von Kultur-

formen von *Haemoproteus noctuae* und in Fig. 50 von *Trypanosoma lewisi*! Und wie erklärt Rosenbusch das Fehlen des Centriols im folgenden Stadium (Fig. 13), das Wiederauftreten in Fig. 14, das Fehlen von Fig. 17 ab bis zu Ende? Wahrscheinlich ist es da wieder „verbacken". Man kann jedenfalls aus seinen Abbildungen auch das Gegenteil schließen, daß nämlich bei der Teilung des Hauptkerns Centriolen nicht beteiligt sind und die stark färbbaren Körnchen Zufallsgebilde darstellen wie die von mir in Fig. 78 u. 79 gezeichneten auch (vgl. S. 100). Hierbei ist zu bedenken, daß die viel kleineren Elemente bei Trypanosomen eine Täuschung wesentlich erleichtern.

Wenn ich mich jetzt zu den übrigen Flagellaten wende, so kann ich immer wieder nur die Tatsache feststellen, daß Hartmann und seine Schüler Centriolen bei Formen beschreiben, während bei ganz ähnlichen von anderen Autoren keine gefunden werden konnten. Ich will mich kurz fassen. Berliner (1909) beschreibt für *Copromonas major* Centriolen, und aus ihnen die Entstehung der neuen Geißeln nach Untergang der alten samt ihrem Basalkorn. Dobell (1908) dagegen, der den ganz ähnlichen *Copromonas subtilis* untersuchte, schildert weder Centriolen noch eine derartige Entstehung der Geißeln, sondern weist nach — und belegt das mit klaren Bildern in Fig. 42—46! — daß nach Verlust der alten Geißel das erhalten gebliebene Basalkorn sich teilt und aus den Teilstücken zwei neue Geißeln sprossen, wie es allgemein für Flagellaten beschrieben wird.

Auf die Arbeit Berliner's muß ich noch etwas genauer eingehen. Zunächst würde ich mir nicht getrauen, aus dem Haufen stark färbbarer Körnchen in Fig. 4 das Centriol herauszufinden, und ich glaube, daß ich damit nicht allein stehe. Das ist offenbar das einzige Mal, wo Berliner Centriolen gefunden hat, „meistens sind diese aber in dem stark zusammengebackenen Caryosom nicht zu sehen". Was nun gar die Entstehung der neuen Geißeln aus den Centriolen anlangt, so ist da die Unklarheit noch größer. Er sagt darüber: „Aus den durch Teilung der Centriole entstandenen Basalkörnern scheint[1]) noch je ein Körnchen zu entspringen, das vielleicht bis zum Vorderende des Körpers wandert und das Material zum Aufbau der Geißel allmählich liefert. Ist die Geißel fertig, so ist das Körnchen verschwunden und nur noch das Basalkorn zu sehen." Das sollen die Fig. 5, 10 u. 11 veranschaulichen. Wenn ich Berliner recht verstehe, so teilen sich zunächst die Centriolen,

[1]) Von mir gesperrt, ebenso die beiden folgenden Wörter.

die an den Spindelpolen der Fig. 5 sitzen sollen (sie sind dort offenbar vom Verf. auch nicht gefunden worden, weshalb er auf Fig. 4 verweist!), das eine Teilstück wird als Centriol in den Tochterkern aufgenommen, das andere ist das neue Basalkorn. Die Angabe, daß dieses ein zweites Körnchen abschnürt, das später wandert und das Material für die neue Geißel abgibt, steht allen Beobachtungen an Flagellaten entgegen[1]); zudem sieht das linke Körnchen und seine Fibrille zum Basalkorn in Fig. 10 recht wenig überzeugend aus, und doch sollte man erwarten, daß beide gerade auf der linken Seite schärfer hervorträten, weil dort die Geißel noch nicht gebildet ist, während sie rechts schon recht ansehnlich ist! Es wäre gut, wenn Berliner gesagt hätte, wie oft er das Stadium Fig. 10 gefunden hat, ich vermute, er hat es nur einmal gesehen. Man kann wohl nach den Ausführungen Dobell's, die er durch seine Fig. 42—46 belegt, ohne weiteres auch für *Copromonas major* die Entstehung des neuen Basalkorns aus dem alten annehmen. Damit fällt auch die Daseinsberechtigung der Centriolen als Basalkornreserve bei *Copromonas major* fort.

Für *Oxyrrhis marina* liegt nach den Untersuchungen von Keysselitz (1908a) — eine Bestätigung der Angaben Schaudinn's — ein sehr klarer Fall von Kernteilung mit Centriolenteilung bei einem Flagellaten vor. Leider ist gerade hier vom Verhalten der Geißeln nichts bekannt, außer daß sie sich wahrscheinlich schon vor dem Kern teilen. Nun sagt aber Keysselitz, daß die Geißeln sehr leicht, und zwar mit dem Basalkorn abgeworfen werden. Wenn nun (ich weiß nicht, ob das vorkommt) einmal beide zugleich abgestoßen

[1]) Hartmann und Chagas (1910a) stellen den Vorgang anders dar. Nach ihnen teilt sich jedes der beiden Centriolen an den Spindelpolen und liefert das zukünftige Basalkorn und den Rhizoplasten (= Centrodesmose). Dann teilt sich das Centriol nochmals und schiebt dadurch Rhizoplast + Basalkorn von sich weg. Das neuentstandene Teilstück ist das „Körnchen, das vielleicht bis zum Vorderende wandert". Also nach Berliner's Darstellung ist das „Körnchen" ein Abkömmling des Basalkorns — nach der Darstellung von Hartmann und Chagas dagegen wird es durch direkte Teilung vom Centriol gebildet. Der Unterschied scheint an sich unwesentlich, weil ja schließlich das Basalkorn auch vom Centriol abstammt. Er gewinnt aber dadurch an Bedeutung, daß die Aufstellung ihres „vierten Typus der Geißelbildung" (mit dem Resultat einer „völligen Unabhängigkeit des Geißelapparates vom Kern") den Autoren nur auf Grund ihrer Deutung der Bilder Berliner's möglich ist. Ich halte es zum mindesten für gewagt, auf eine derartig unsichere Beobachtung (Berliner sagt selbst: „nur wenige Bilder habe ich auffinden können"!) einen ganzen Typus zu begründen, einen Typus, der zudem schon bei einer ganz nahestehenden Form (*Copromonas subtilis* Dobell) nicht zutrifft.

würden, dann müßte ein neues Basalkorn gebildet werden und hierzu käme dann die in den „Centriolen“ gegebene Substanz in Betracht. Es wäre für die Theorie erwünscht, daß die Genese der Geißeln für *Oxyrrhis* genau festgestellt würde.

Was nun die Arbeit von Hartmann u. Chagas (1910a) anlangt, so habe ich davon den Eindruck erhalten, daß mit viel zu geringem Material und daher ohne die so notwendige Vergleichung vieler einander entsprechender Stadien auf den Verlauf der Kernteilung geschlossen wurde. Die Angabe auf S. 102, daß auch *Arcella* ein Centriol besitze, verliert sehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man Fig. 29 bei Khainsky (1911) dagegen hält. Diese stellt die „Spindel“ von *Arcella* vom Pol aus gesehen dar und läßt klar erkennen, daß zum mindesten dort Centriolen fehlen. Mit dem Nachweis von Centriolen bei Euglenoideen stehen die Verff. ganz allein da. Weder Blochmann (1894), noch Keuten (1895), noch Steuer (1904), noch auch Haase (1910), die sogar an Schnitten gearbeitet hat, konnten einen derartig scharf umrissenen Faden bemerken, wie er als Centrodesmose in Fig. 84 bei Hartmann u. Chagas gezeichnet ist. Nach Prowazek (1903) stellt der Innenkörper von *Euglena* „ein gleichmäßig gefärbtes Stäbchen dar“, und Steuer sagt: „An stark differenzierten Präparaten konnten zuweilen auch am Nucleolocentrosoma ein helles Mittelstück und die beiden stärker gefärbten Endstücke unterschieden werden. An den Mittelstücken ließen sich zarte, längsverlaufende Fäden bisweilen wahrnehmen; dieselben sind indessen wohl nur die Umrisse der infolge der Streckung des Nucleolo-Centrosomas ebenfalls gedehnten Alveolen aus denen ... das Nucleolo-Centrosoma sich aufbaut.“ Hier kann offenbar ein Centriol nicht übersehen worden sein!

Ebenso wird man wohl kaum Borgert den Vorwurf machen können, daß er die Centriolen bei *Ceratium tripos* nicht gesehen hätte (Borgert, 1910), sondern man wird sich den von Jollos (1910) als „Centriolen“ beschriebenen Gebilden etwas skeptisch gegenüberstellen müssen. Daß er von der Centriolenlehre vollkommen überzeugt ist, äußert er auf S. 190: „Im Caryosom ist, wie zu erwarten war, ein Centriol nachweisbar.“ Ich möchte hier nur aufmerksam machen auf die sehr unwahrscheinliche „Centrodesmose“ der Fig. 48—50, die so sehr an den „Zwischenkörper“ bei der Kernteilung von *Coccidium schubergi* erinnert (Schaudinn, 1899b). Ferner kann ich mir von der Wirkungsweise des Centriols in Fig. 51 beim besten Willen kein Bild machen. Hier sieht übrigens die „Centrodesmose“ ganz anders aus als in Fig. 48—50!

Die Verhältnisse bei den Heliozoen sind mit denen von *Haemo-*

proteus u. ä. gleichzusetzen. Es handelt sich dabei in erster Linie um die Erzeugung eines formgebenden Elementes, das erst sekundär in den Dienst der Kernteilung tritt. An *Wagnerella borealis* hat Zuelzer (1909) die Entstehung des Zentralkorns aus dem Kern in ähnlicher Weise nachgewiesen, wie es durch die Untersuchungen von Schaudinn (1896 b) und Keysselitz (1908 a) schon für *Acanthocystis* bekannt war.

Das Vorkommen von Centriolen bei Coccidien, wie es Jollos (1909) für *Adelea ovata* beschreibt, ist bisher von anderer Seite nicht bestätigt worden. Dagegen gibt Reichenow (1910) an, daß er zusammen mit Schellack eine Nachuntersuchung der *Adelea ovata* unternommen habe, deren Ergebnis sei, daß sie sich „Jollos' Ansicht über den Teilungsvorgang nicht anschließen" könnten.

In derselben Arbeit stellt Reichenow fest, daß bei der *Haemogregarina stepanowi* im Nucleolus (dem „Caryosom" der Autoren) „von irgend einer Differenzierung, die als „Centriol" gedeutet werden könnte, nichts zu bemerken" sei. Dagegen wenden sich Hartmann u. Chagas (1910 b) in einer ad hoc geschriebenen vorläufigen Mitteilung über die Resultate ihrer Untersuchungen an Schlangenhämogregarinen. Sie betonen, daß es sich im vorliegenden Falle um einen Differenzpunkt handelt, dem „eine prinzipielle Bedeutung für die Protozoencytologie zukommt" (!). Sie führen aus, daß bei *Haemogregarina lutzi* das Caryosom ein „Centriol" abschnürt, das als Teilungsorgan funktioniert. Ihre Fig. 7 b u. c sollen die Abschnürung illustrieren. Ich muß gestehen, daß mir die Bilder, besonders um eine prinzipielle Frage zu entscheiden, nicht genügend erscheinen. Warum soll gerade in Fig. 7 c das mit dem Caryosom verbundene Kügelchen das „Centriol" sein? Weil es mit ihm durch einen Faden verbunden ist? Die Binnenkörper sind doch sehr oft mit dem Außenchromatin durch Linienfäden verbunden (vgl. z. B. meine Fig. 28 a von *Amoeba tachypodia*). Von den übrigen Außenchromatinkugeln unterscheidet sich das „Centriol" sonst anscheinend gar nicht. — Nun teilt sich das Centriol hantelförmig und rückt an die Pole der Spindel. Dabei bemerken die Autoren: „Die Centriole der Spindel sind hie und da, aber selten[1]) noch durch eine Fibrille, eine Centrodesmose, verbunden. Nur in diesem Falle ist ihre Centriolnatur sehr deutlich, da sie sonst an der mit Chromatinkörnern von gleicher Größe bedeckten Spindel kaum hervortreten." Ich habe schon oben S. 106 darauf hingewiesen, daß Rosenbusch sich eine

[1]) Von mir gesperrt!

merkwürdige Beschränkung in seinen Ausdrücken auferlegt, wenn er vom Vorkommen der Centriolen spricht. Hier nun handelt es sich um eine prinzipielle Frage und die Verff. müssen ihre Behauptungen auf Beobachtungen stützen, die man „hie und da, aber selten“ macht. Es scheint mir, daß im vorliegenden Falle ein zufällig vorhandener Lininfaden zwischen zwei Chromotinkörnchen (den man nach meiner Überzeugung bei eifrigem Suchen immer einmal finden kann) freudig als Centrodesmose akzeptiert worden ist. In ähnlicher Weise erklärt sich offenbar die „Centrodesmose“ in Jollos' Fig. 51 von *Ceratium tripos* (s. o. S. 109), nur dienen dort Nucleolen als Centriolen.

Derartige „Fibrillen“ kenne ich selbst aus eigener Erfahrung. Ich gebe in Textfig. 5 einige Skizzen, die ich im Anfang meiner Untersuchungen über die Kernteilung von *Amoeba lamellipodia* anfertigt habe. Ich gebe absichtlich die Skizzen, ohne daran etwas zu ändern, da sie aus einer Zeit stammen, wo ich selbst eifrig nach Centriolen und Centrodesmosen suchte. Ich betone aber, daß die Fäden sich in der gleichen Schärfe im Präparat finden. In allen Fällen handelt es sich sicher nicht um Teilungsstadien, wie ein Blick auf Taf. 6 u. 7 deutlich zeigt. Wahrscheinlich ist in b—f die Vereinigung der einzelnen Chromatinkugeln bei der Rekonstruktion der Tochterkerne nach der Teilung nicht in normaler Weise vollzogen worden (vgl. S. 85). Man vergleiche Textfig. b mit Fig. 73 bei Nägler (1909); ferner c—f mit Fig. 4 u. 22 bei Jollos (1909) in c war das „Centriol“ am einen Ende der „Centrodesmose“ in derselben Klarheit vorhanden wie in Fig. 29 bei Jollos an beiden. Endlich zeigt a einige Ähnlichkeit mit Fig. 5 bei Jollos, nur ist mein Präparat nicht so stark differenziert. Dieses Auftreten einer „richtigen mitotischen Teilungsfigur mit Spindelfasern und einer Art Äquatorialplatte“ neben dem normalen Teilungstypus bei *Adelea ovata* ist mir recht unwahrscheinlich. Ich glaube kaum, daß ein so niedriger Teilungsmodus, wie er sicher bei *Adelea ovata* vorliegt, plötzlich — wenn auch nur „in seltenen Fällen“ (!) — in die hochstehende Mitose umschlagen kann. — Wie dem auch sei, das eine geht wohl aus Textfig. 5 hervor, daß „Fibrillen“ zwischen Caryosomteilen nicht

Textfigur 5.

ohne weiteres „Centrodesmosen“ sein müssen. Das gleiche dürfte für Fibrillen zwischen Chromatinkörnchen gelten.

Auch die Genese des Centriols bei *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz 1908 b) weist eine empfindliche Lücke auf, indem die Centriolen gerade in dem Augenblicke „undeutlich“ werden, wo ihre eigentliche Tätigkeit beginnt: während der Ausbildung der Spindel. „Man kann sie erst nach Bildung der Spindelfasern wieder beobachten.“ Diese neuen Centrosomen sind jedoch beträchtlich kleiner und Keysselitz vermutet deshalb, daß sie ihr Chromatin abgegeben hätten und nur noch aus Plastin beständen. Schließlich möchte ich noch auf die große Verschiedenheit hinweisen, die die Entstehung der Centrosomen aus dem Sekundärcaryosom zeigt. Keysselitz gibt nicht weniger als 3 Modifikationen des normalen [1]) Vorgangs, also im ganzen 4 Entstehungsarten! Hält man die drei Tatsachen nebeneinander, so sieht man, welche Schwierigkeiten es schon dem Verf. selbst macht, seine Centriolen zu retten. Ob man den Verhältnissen nicht vielleicht weniger Zwang antut, wenn man in den Abschnürungen nur eine Chromatinabgabe des Caryosoms an das Netzwerk des Kernes erblickt? Keysselitz sagt ja selbst, daß das Caryosom beim Knäuelstadium manchmal mit verbraucht wird. Es ist daher gar nicht so unwahrscheinlich, daß es schon vorher — und zwar in allen Kernen — sein Teil zur Chromosomenbildung beisteuert. Deutet man die Verhältnisse so, dann bleibt für die Entstehung der Centrosomen entweder die Annahme einer Neubildung oder es handelt sich dabei nur um die stärker gefärbten Spindelpole, was ja bei der scharfen Zuspitzung der Spindeln sehr wohl möglich ist.

Wie steht es nun mit den „cyklischen Vorgängen am Caryosom“? Hierauf legen Hartmann und Prowazek in ihrer Zusammenfassung besonderen Wert. „Einen ganz wesentlichen Vergleichspunkt bildet weiterhin die Tatsache, daß an den Centrosomen der Metazoen und den homologen Organen der Protistenzelle (Blepharoplast und Caryosom) sich cyklische Vorgänge abspielen“ . . . und weiter: „Die Veränderungen betreffen nur die chromatische und Plastinsubstanz der okomotorischen Kerne, das Centriol bleibt unberührt.“ Als Beweis dafür werden die Veränderungen am Caryosom von *Entamoeba tetragena* angeführt und daneben könnte man jetzt noch diejenigen bei

[1]) Bei diesem selbst fällt die sicherlich beabsichtigte Übereinstimmung mit dem *Haemoproteus*-Schema ohne weiteres auf: Sekundärcaryosom = Blepharoplast, das eine Teilprodukt, das sich weiter in die beiden Centrosomen teilt = Basalkorn, bei dessen Teilung die Centrodesmose als Geißelfibrille erhalten bleibt.

Entamoeba histolytica (Werner 1908) und *Entamoeba testudinis* (Hartmann 1910) stellen. Eine schwache Stelle hat die Sache freilich: es ist in noch keinem Falle die Identität des zuletzt vom Caryosom übrigbleibenden Körnchens mit einem echten Centriol einwandfrei dargelegt. Dafür kommen nur Kernteilungsstadien in Betracht. Die Bilder, die Hartmann (1910) von der *E. histolytica* und ebenso neuerdings von der *E. testudinis* gibt, haben keine Beweiskraft. Ebensowenig die von Werner (1908). Wir müssen uns, um ein Urteil darüber zu erhalten, die Kernteilungen zweier Entamöben vergegenwärtigen, der *E. muris* (Wenyon 1907) und der *E. ranarum* (Dobell 1909 a). In beiden Fällen handelt es sich um Kerne, die in ihrem Bau den oben genannten außerordentlich ähneln [1]). Es finden sich offenbar auch „cyklische Vorgänge am Caryosom", wenngleich die Autoren nicht darauf hinweisen. In Fig. 53 bildet Dobell einen Kern ohne Caryosom ab, während Fig. 54 einen besitzt, obenso scheint die Größe des „Nucleolus" bei *E. muris* stark zu variieren. Die Kernteilung sieht jedoch ganz anders aus als Hartmann's Zeichnungen. Ich habe oben S. 74 schon ausgeführt, daß beide Bilder große Ähnlichkeit mit der Teilung der *A. tachypodia* (*Limax*-Typus) haben. Da in der Anaphase Binnenkörper- und Außenchromatin deutlich getrennt sind, so muß wohl vorher und auch nachher der Kern einen Binnenkörper besessen haben. Damit stimmt Dobell's Fig. 54 gut überein, die die kleinste Amöbe darstellt, die ihm zu Gesicht kam und nach des Autors Aussage zweifellos als Jugendstadium anzusehen ist. Nach der Teilung wird dann dieser Binnenkörper abgebaut und vor einem neuen Fortpflanzungsakt bildet er sich von neuem. Das sind aber die gleichen cyklischen Vorgänge wie bei der *E. tetragena* usw. Nur bleibt im besprochenen Falle kein Centriol übrig. Man wird mir einwenden, daß die Erkennung nur schwierig sei wegen der großen Menge gleichgestalteter Chromatinkörnchen; auch bei *E. testudinis* kämen gleiche Verhältnisse vor. Demgegenüber verweise ich auf das Frühstadium der Teilung von *Ent. muris* Wenyon Fig. 73 c. Wenn überhaupt, dann müßte hier das Centriol seine Tätigkeit entfalten; bei der lockeren

[1]) Ich vermute, daß sämtliche Entamöbenarten nur Varietäten einer einzigen Art *Entamoeba* darstellen ähnlich wie die drei oben S. 65 beschriebenen Varietäten der *Amoeba limax*. Genau so wie von diesen jede ihre bestimmte Modifikation der *Limax*-Kernteilung besitzt, so finden sich auch bei den Entamöben geringe Abweichungen, aber der Typus ist immer deutlich zu erkennen. Darauf weisen *E. muris* und *E. ranarum* hin. Eine Sonderstellung scheint nur *Entamoeba blattae* einzunehmen, die sich ja auch sonst von den typischen Entamöben unterscheidet.

Anordnung des Chromatins hätte die Centrodesmose Wenyon auffallen müssen.

Es ist zum mindesten verfrüht, im Auf- und Abbau des Caryosoms cyklische Vorgänge zu sehen, wie sie den Centrosomen der Metazoen eigen sind. Sicher ist nur, daß bei den Entamöben der kurz vor der Teilung gebildete Binnenkörper wieder aufgelöst wird. Das hat seinen Grund in der Chromatinarmut, die allen Entamöbenkernen zukommt, auch dem Kern von *E. blattae*, wie die Versuche von Schubotz (1905) gezeigt haben! Infolge des geringen Vorrats an aktiver Substanz muß diese in die Form übergeführt werden, die für die Entfaltung ihrer Eigenschaften am günstigsten ist, sie muß eine möglichst große Oberfläche annehmen. Das wird erreicht durch feine Verteilung im Kernraume. Im gleichen Zustande findet sich das Chromatin bei stark assimilierenden Aktinosphärien (Hertwig 1898); andererseits erfolgt auch hier eine Vereinigung des gesamten Plastin- und Chromatinmaterials in einem einzigen Körper, wenn sich die Kerne zur Teilung vorbereiten. Bei den Entamöben tritt in diesem Falle nur ein Teil zu einem Binnenkörper zusammen. Wenn Dobell für den Kern von *Entamoeba ranarum* das Fehlen eines Caryosoms im Gegensatz zu Grassi (1881) besonders betont, so kann ich darin nur eine Bestätigung meiner Anschauung erblicken.

Ganz ähnliche Vorgänge konnte Siedlecki (1905, 1907) bei *Caryotropha mesnili* feststellen. Hier findet zwischen zwei Vermehrungsperioden eine Überführung der chromatischen Rindensubstanz des Caryosoms in den aktiven, fein verteilten Zustand statt, die solange anhält, wie das Wachstum des Tieres dauert. Aus der erhalten gebliebenen Marksubstanz baut sich nun ein neues Caryosom auf, das während der folgenden, zur ungeschlechtlichen Vermehrung führenden Kernteilungen jedesmal gleichmäßig verteilt wird. Es lassen sich bei *Caryotropha* die „cyklischen Vorgänge“ sehr klar und eindeutig in der Weise feststellen, wie ich sie als wahrscheinlich für die Entamöben hinstellte. Nur scheint bei diesen der Prozeß im allgemeinen noch weiter zu gehen und zur Zerstäubung des gesamten Caryosomchromatins im Kernraum zu führen.

Die Daseinsberechtigung der Centriolen erblicken Hartmann und Prowazek noch darin, daß sie vermöge der ihnen anhaftenden Teilfähigkeit und Polarität die Teilung des Kernes nicht nur einleiten, sondern auch ordnend richten. Sie fügen aber auch hinzu, daß beide Eigenschaften vorderhand mechanisch unerklärbar sind. Halten wir uns zunächst an das letzte und betrachten den Mechanismus der Kernteilung. Wenn man sich die Bilder vergegenwärtigt,

die der Binnenkörper von *Amoeba verrucosa* und der Kern von *Arcella* (Khainsky 1911) in der Prophase der Teilung darbieten, so muß man Polarität und Teilfähigkeit dem ganzen Binnenkörper oder Kern zuschreiben. Versieht man die beiden Kerne mit Centriolen, so können diese einmal die Pole der Teilungsfigur einnehmen; dort müssen sie leicht nachweisbar sein. Fig. 28 bei Khainsky zeigt deutlich, daß an den Spindelpolen bei *Arcella* Centriolen fehlen; ich habe dasselbe an Schnitten durch eine *Amoeba verrucosa* im Stadium der Fig. 17 feststellen können. Es bleibt noch die zweite Möglichkeit: die Centriolen liegen innerhalb der Spindel und entziehen sich unseren Blicken, weil sie von anderen Körnchen in der Umgebung nicht zu unterscheiden sind. Aber wie sollen sie dort wirken? Einfach nur als Reiz auf die Umgebung? Etwa so, daß ihr Auseinanderweichen die einzelnen Waben veranlaßt, sich in der Richtung der Centrodesmose zu strecken? Oder sollen sie den Binnenkörper „zerstemmen"? Eine derartige Kraftentfaltung ist mir für so winzige Körnchen trotz der Schemata von Jollos (1909) unwahrscheinlich. Ich kann mir wohl vorstellen, daß sich in der Zelle polar gerichtete Strömungen oder in anderen Fällen Attraktionsphären finden, die die Kernteilung bewirken. Aber ich kann mir diese Centren auch ohne ein morphologisch sichtbares Substrat denken, wie es die Centriolen sind. Wie stark solche Inhaltsgebilde in Sphären variieren können, das geht deutlich aus den Bildern hervor, die Herr Mulsow aus dem hiesigen Institut bei einer neuen *Monocystis* aus dem Regenwurm erhielt. Da die Arbeit zugleich mit der vorliegenden zur Veröffentlichung gelangt, so kann ich mich mit diesem kurzen Hinweis begnügen.[1])

Aus der soeben zu Ende geführten Besprechung geht hervor, daß das allgemeine Vorhandensein von Centriolen im Caryosom aller Protozoen nicht nur nicht bewiesen, sondern unwahrscheinlich ist. Ein abschließendes Urteil darüber kann jedoch erst gefällt werden, wenn wir über größeres Beobachtungsmaterial verfügen, das nicht allein von Hartmann und seiner Schule stammt. Denn gerade hier spielt die subjektive Überzeugung eine große Rolle.

Wenn ich jetzt den Centriolen sehr skeptisch gegenüberstehe, so ist das das Resultat meiner Untersuchungen. Als ich sie begann, war ich — allerdings nur auf Grund von Literaturstudien — von

[1]) Die Arbeit ist inzwischen erschienen unter dem Titel: „Über Fortpflanzungserscheinungen bei *Monocystis rostrata* n. sp." Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911.

den Centriolen überzeugt. Man kann mir daher nicht den Vorwurf machen, daß ich voreingenommen gewesen wäre. Ich habe meine Untersuchungen ganz selbständig begonnen und zu Ende geführt und erst als schon ein großer Teil der Zeichnungen fertig vorlag, meine Anschauungen Herrn Geheimrat Hertwig und Herrn Prof. Goldschmidt an meinen Präparaten entwickelt.

Den von Hartmann und seinen Schülern angeführten Fällen fehlt meist deshalb die Übergangskraft, weil es sich dabei nicht um zusammenhängende Reihen handelt. Man kann das Fehlen der Centriolen da, wo sie eigentlich vorhanden sein sollten, nicht einfach mit dem Ausdruck „verbacken" abtun; feine Verbindungsfäden zwischen den Caryosomteilen dürfen nicht ohne weiteres als Centrodesmosen beansprucht werden; am allerwenigsten aber sollte auf die Mangelhaftigkeit der Präparate hingewiesen werden.

Viel, gleichmäßig und gut gefärbtes Material ist ein Haupterfordernis. Vor allem sollte man mehr Mühe auf die Anfangsstadien verwenden, die bisweilen recht rasch aufeinander zu folgen scheinen und sich dementsprechend selten in den Präparaten finden. Als vorbildlich möchte ich die Reihe hinstellen, die Keysselitz von *Oxyrrhis* gibt. Nun wird man sagen, daß die Centriolen oft gleich nach ihrer Teilung „undeutlich" werden. Auch das mag noch gelten, zu den sicheren gehören derartige Fälle jedoch nicht. Zweifelhaft sind alle Centriolen, die sich nicht kontinuierlich verfolgen lassen.

Es ist nicht meine Absicht, das Vorkommen von Centriolen bei Protozoen überhaupt in Abrede zu stellen. Nur dagegen wende ich mich, daß das Caryosom der Protozoen i m m e r ein Centriol enthalte.

Am meisten Berechtigung scheinen mir die Centriolen noch für die Mastigophoren zu haben, weil hier die Genese der Geißel von einem im Caryosom eingeschlossenen Körnchen in einigen Fällen sicher zu stehen scheint.

Es mag auch sein, daß ich im vorstehenden manchmal übers Ziel hinausgeschossen bin. Dieser Fehler wäre vollkommen aufgewogen, wenn man künftig im Auffinden von Centriolen etwas vorsichtiger verführe.

Daß sich „Centriolen" recht leicht finden lassen, mögen die oben S. 99 angeführten Beispiele von Swellengrebel und Schepotieff zeigen, von denen der erste noch weniger Grund als der zweite hatte, sie herbeizuziehen. Wie sich Haase (1910) damit befaßt, lasse ich hier folgen: wenn der Binnenkörper von *Euglena sanguinea* sanduhrförmig ist, färbt sich der mittlere Abschnitt etwas dunkler als die Endstücke. Dieser „Zwischenkörper" (wie ihn die Verf. nennt) muß nun

etwas Besonderes darstellen. „Vielleicht ist in ihm ein Centriol verborgen, das dann bei diesen vegetativen Teilungen seine Kräfte stemmend entfaltet.“ Da „die Chromosomen schon auseinandergewichen, wenn auch noch durch Desmen verbunden sind, so dürfte man das Centriol doch eben in der Mitte suchen müssen. Es teilt sich wohl dann und wandert den Chromosomen nach.“

Man kann wohl kaum mehr Unwahrscheinlichkeiten aneinanderreihen, als es hier zugunsten einer vorgefaßten Meinung geschehen ist. Ganz unverständlich bleibt mir die Leichtigkeit, mit der sich die Verf. über die heute geltende Auffassung von der Wirkungsweise der Zentren hinwegsetzt, indem sie ihre Centriolen sich nach den Chromosomen teilen läßt.

Es wäre sicher zu beklagen, wollte man jetzt nachträglich in der Protozoologie die Centrenfrage aufrollen. Rund 20 Jahre hat es gedauert, bis die Cytologen sich von dem Vorurteil frei machen konnten, daß jede Zelle ein Centrosom enthalten müsse. Bevor man in der Protozoologie in den gleichen Fehler verfällt, sollte man sich doch die Sätze vergegenwärtigen, die Boveri (1900) gleichsam als abschließendes Urteil in dieser Angelegenheit schrieb: „Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die karyokinetische Teilung nicht in allen Zellen unter Beteiligung von Centrosomen abläuft. Die Centrosomen sind sicher nicht Gebilde von der Wertigkeit der Chromosomen. Man braucht nur an die Verhältnisse bei vielen Protozoen, den meisten Pflanzen, in den Ovocyten vieler Tiere zu denken, um zu erkennen, daß es sich in den Centrosomen um Gebilde zur Erzeugung gewisser Effekte handelt, die durch andere Einrichtungen ersetzt werden können; Einrichtungen, die zum Teil wahrscheinlich als Vorstufen für das Auftreten typischer Centrosomen anzusehen sind, so daß das Homologon dieser Körperchen angegeben werden kann, während andere Zellen sich von Anfang an in ganz anderen Bahnen entwickelt haben mögen.“

b) Kerndualismus.

Als Homologon der Centrosomen betrachten Hartmann und Prowazek das Caryosom der Protozoen. Ja sie erblicken in ihm einen zweiten Kern, der im Hauptkern eingeschachtelt ist.

Diese Anschauung hat neuerdings Hartmann (H. und Chagas 1910a) aufgegeben. Als doppelkernig läßt er jetzt unter den Protozoen nur noch die Trypanosomen, die Heliozoen und *Paramoeba* gelten, also Formen, bei denen „zwei verschieden differenzierte Kerne in der Zelle vorhanden sind.“ Das „Amphicaryon“ dagegen

(Beispiel: *Amoeba tachypodia*) betrachtet er als einen einzigen Kern, der eine „circumpolare Differenzierung" zeigt, „. . . der Begriff des Kernes wird an das Vorhandensein eines Centriols geknüpft."

Die folgenden Ausführungen werden von der Wandlung des Begriffes Doppelkernigkeit nicht berührt. Sie richten sich gegen die einheitliche Auffassung der Binnenkörper der Protozoen als „Caryosome", die HARTMANN heute noch entschiedener vertritt als früher: „ . . . man kann . . . jetzt den Begriff des Caryosoms direkt von dem Vorhandensein eines Centriols abhängig machen und ihn dadurch schärfer fassen und von chromatischen Nucleolen (Amphinucleolen unterscheiden".

Sieht man von den Centriolen ab — und ich glaube nachgewiesen zu haben, daß man das darf — so geht schon aus dem angeführten Satz hervor, daß die Binnenkörper auch echte Nucleolen sein können. Und in der Tat: die Binnenkörper haben, soweit wir das heute aus ihrem Verhalten bei der Teilung und während der geschlechtlichen Vorgänge wissen, ganz verschiedene Wertigkeit.

Bei *Amoeba tachypodia* gibt der Binnenkörper allein die als Centren fungierenden Polkörper ab, während die Chromosomen dem Außenchromatin entstammen. Bei *A. verrucosa* entstehen aus dem Binnenkörper die Polkörper und die Chromosomen; ähnlich ist es bei *A. platypodia*, nur sind hier die Polkörper stark reduziert. *A. lamellipodia* bildet keine Polkörper, der achromatische Teil ist das Homologon der Centrosomen.

Die Sonderung des Chromatins in zwei Gruppen, wie sie während der Kernteilung *A. verrucosa* und *A. platypodia* zeigen, findet sich auch bei *A. limax*, bei den von NÄGLER untersuchten Amöben, bei *A. proteus*, *Entamoeba ranarum* und *E. muris*. Noch deutlicher tritt die Duplizität des Chromatins bei *A. tachypodia*, *A. diplomitotica*, *A. diploidea* und *A. crystalligera* hervor, indem sie auch im ruhenden Kern erhalten bleibt, so daß der Binnenkörper ein reines Nucleolocentrosom darstellt, wie wir es von den Englenoideen schon lange kennen und wie es auch *Entosiphon* (PROWAZEK 1903), *Polytomella* (ARAGÃO 1910) und (nach meiner Überzeugung) *Prowazekia cruzi* besitzen. Eine Kernteilung, die sich mit dem zuerst angeführten Typus (*A. verrucosa*) vergleichen ließe, ist bei Flagellaten bis jetzt nicht beschrieben. Wenn HARTMANN und CHAGAS *Spongomonas* dorthin stellen, so kann ich ihnen nicht zustimmen. Diese Form gehört sicher zu ihrem Typus III, von dem sie sagen: „Bei der Mitose . . . wird das Caryosom vollkommen aufgelöst". Das zeigen die Fig. 31

bis 33 ganz deutlich. Fig. 30 dürfte nach meiner Meinung den Anfang der Auflösung darstellen und wäre dann etwa meiner Fig. 53 gleichzusetzen.

Ein klares Beispiel einer solchen Mitose gibt uns *A. lamellipodia*. Die Äquatorialplatte baut sich aus dem gesamten Chromatin des Binnenkörpers auf, so daß von einem Kerndualismus wie er sich in den lokomotorischen Polkörpern und der generativen Äquatorialplatte in den oben angeführten Fällen äußert, nicht die Rede sein kann. Vielmehr besorgt, wie bei den Metazoen, die achromatische Substanz, die eine Spindel bildet, ganz allein die Kernteilung.

Dieser Typus läßt sich aus den beiden vorhergehenden leicht ableiten, wenn man als Zwischenstufen *A. proteus* und *A. platypodia* benutzt. Die stark chromatischen Polkörper der *A. tachypodia* und *A. verrucosa* usw. sind bei ihnen bedeutend reduziert, auch bei *A. lamellipodia* sind die Spindelpole anfangs bisweilen mit Chromatin besetzt (Fig. 59), das aber später regelmäßig verschwindet.

Nimmt man nun weiter an, daß die chromatischen Polkappen durch ähnliche Verdichtungen aus achromatischer Substanz ersetzt werden, so haben wir einen Zustand, wie ihn die Kernteilungen der nicht encystierten Actinosphärien darbieten.

Es läßt sich demnach schrittweise die Abnahme des Chromatins in den Polkörpern und als Folgeerscheinung das Hervortreten des Achromatins verfolgen. Da wir nun wissen, daß dieses der Sitz der Kräfte ist, die die Teilung bewirken, so sehe ich nicht ein, weshalb man in den chromatischen Polkörpern noch ein Centriol suchen soll. Der Binnenkörper enthält genügend achromatisches Material, das seine Teilung allein besorgen kann; und wenn er wie bei *Actinosphaerium* sein gesamtes Chromatin zur Bildung der Chromosomen abgibt, so tritt deshalb kein Centriol an seine Stelle, sondern eine breite achromatische Platte. Diese reicht unter gewöhnlichen Umständen vollkommen, aus und nur bei den Reifeteilungen wirkt außer ihr ein Centrosom mit.

Der Binnenkörper von *A. lamellipodia*, *A. binucleata*, *A. sp.* (Wenyon) und wahrscheinlich auch von *A. vespertilio* kann keinesfalls einem zweiten Kern gleichgesetzt werden, er stellt einen Amphinucleolus dar und verhält sich bei der Teilung ganz anders als das Nucleolocentrosom. Wenn man für das letztere einen besonderen Namen verwenden will, so kann man es recht gut mit Doflein (1909) als „kernartigen Binnenkörper“ bezeichnen. Nur hierauf sollte der Ausdruck „Caryosom“ beschränkt bleiben, das dann in folgender Weise zu definieren wäre: Binnenkörper, die

bei der Teilung ganz oder zum Teil als Nucleolocentrosom wirken. Man sollte sich daher stets mit der indifferenten Bezeichnung „Binnenkörper" begnügen, solange man nichts Näheres über seine Rolle bei der Kernteilung weiß.

Zwischen Caryosomen und Amphinucleolen läßt sich keine scharfe Grenze ziehen, vielmehr vermitteln Übergangsformen vom einen zum andern. Als Beispiel führe ich den Binnenkörper von *A. platypodia* an, der bei der Teilung Polkörper ausbildet, wie es die Caryosome tun können, der aber auf der anderen Seite den Amphinucleolen ähnelt, weil er sich wie sie vollkommen auflöst.

Ich stimme somit Reichenow (1910) bei, wenn er feststellt, daß man mit dem Ausdruck Caryosom bisher recht verschiedene Gebilde bezeichnet hat[1]), und ich habe diesem Umstande Rechnung getragen, indem ich vorschlug, nur die Nucleolocentrosome in Zukunft als „Caryosome" gelten zu lassen. Man darf aber meiner Meinung nach nicht so weit gehen, wie es Reichenow tut, alle Binnenkörper als Nucleolen schlechthin zu bezeichnen und dem Nucleocentrosom jede aktive Rolle bei der Kernteilung abzusprechen; „denn die von ihm bei der Teilung gebildete hantelförmige Figur kann auch zustande kommen, wenn das Gebilde durch die auseinanderweichenden Kernhälften auseinandergezogen wird". Der Unterschied zwischen den einzelnen Modifikationen der Binnenkörper ist nach Reichenow allein bedingt durch die Menge des Chromatins, mit dem der Nucleolus infiltriert ist. Wenn es sehr viel ist, dann wird es bei der Teilung nicht aufgebraucht und der Binnenkörper wird gleichfalls auseinandergezogen.

Gegen eine solche Auffassung scheint mir besonders das Verhalten des Binnenkörpers von *Amoeba tachypodia* während der Prophasen der Teilung zu sprechen. Die Ansammlung des Außenchromatins in der einen Kernhälfte dürfte sicher auf einen Einfluß des Binnenkörpers zurückzuführen sein. Mithin leitet er die Teilung ein, und auch in ihrem weiteren Verlauf scheint das Nucleolocentrosom die aktiv wirkende Substanz zu liefern, wie ich oben S. 69f. näher ausgeführt habe. Um nun noch auf zwei Fälle hinzuweisen (sie sind in Doflein's Lehrbuch auf S. 146 nebeneinander abgebildet): auch bei der Teilung von *Chlamydophrys stercorea* und *Coccidium schubergi* dürfte der Binnenkörper eine aktive Rolle spielen.

---

[1]) Man vergleiche auch, was Dobell (1909b) über das Caryosom sagt. Nach ihm ist es „a structure of physiological significance in many cases, and as such a structure which cannot be homologized throughout the Protozoa".

Zweifellos sind die Nucleolocentrosome bei Protozoen weit ververbreitet. Außer bei Amöben und Flagellaten finden sie sich vor allem bei Coccidien. Nur ausnahmsweise trifft man ein „Caryosom" in den Kernen der Sporozoiten (*Caryotropha mesnili* (Siedlecki 1905, 1907)), in den übrigen Fällen wird es erst ausgebildet, nachdem der Sporozoit in eine Wirtszelle eingedrungen ist. Bei *Adelea zonula* (Moroff 1907) bezeichnet man wohl richtiger das „Nucleolocentrosom" als Caryosom und nimmt das „Caryosom" als Ansammlung von Stoffwechselprodukten, wie es Moroff tut. Dadurch verliert der Fall seine Sonderstellung und läßt sich ungezwungen unter die übrigen Coccidien einreihen. Es handelt sich dann einfach um eine Parallele zu *Coccidium* und *Cyclospora*, bei denen ja das Caryosom im Merozoiten nachweisbar ist. Endlich ist auch bei Myxosporidien in einem Falle ein Nucleolocentrosom beschrieben worden und zwar für *Ceratomyxa drepanopsettae* (Awerinzew 1909a); wie bei *A. tachypodia* bleibt die Sonderung der beiden Chromatinsorten im ruhenden Kern erhalten.

Dagegen sind die Binnenkörper von *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz (1908b) und *Sphaeromyxa sabrazesi* (Schröder 1907) als Amphinucleolen aufzufassen. Dasselbe gilt für alle Gregarinen. Die „Schizogonie", die Awerinzew (1909b) für eine Gregarine aus dem Darm von *Amphiporus* beschrieb, ist einstweilen zu unsicher, um als Ausnahme angeführt zu werden. Der Binnenkörper von *Haemogregarina stepanowi* (Reichenow 1910) kann gleichfalls nicht als „Caryosom" in obigem Sinne aufgefaßt werden, und Reichenow bezeichnet ihn deshalb ganz richtig als „Nucleolus". Ebenso steht es mit dem „Caryosom" von *Plasmodium vivax* (Schaudinn 1903), das sich ganz wie der Amphinucleolus der *A. lamellipodia* bei der Teilung verhält, wie aus Schaudinn's Fig. 61—68 klar hervorgeht.

Ich habe oben an der Reihe *A. tachypodia* — *A. lamellipodia* — *Actinosphaerium* erläutert, wie durch die allmähliche Abnahme des Chromatins die tatsächlich aktive achromatische Substanz immer deutlicher hervortritt. Die starke Belastung des Achromatins mit Chromatin ist eine Folge der vollkommenen Selbständigkeit der Protozoenzelle. Da der gleiche Organismus alle animalischen und vegetativen Funktionen verrichten muß, so braucht er eine größere Menge desjenigen Materials, das den Verlauf der Lebensfunktionen des Protoplasmas beeinflußt, d. h. er braucht mehr Chromatin. Die viel abhängigere Metazoenzelle kann sich mit einer geringeren Menge begnügen. Wir sehen daher, daß die Protozoenzelle in dem Augenblicke, wo sie zur Geschlechtszelle wird, sich des nunmehr über-

schüssigen Chromatins entledigt, ein Vorgang, den SIEDLECKI als „Epuration nucléaire“ bezeichnet hat. Ich werde darauf in einer späteren Arbeit noch näher eingehen und dort auch diesen zweiten Kerndualismus der Protozoenzelle einer Besprechung unterziehen.

c) Centrosomen.

Über die Phylogenie des Centrosoms gibt es zwei Hypothesen. Die eine nimmt als Ausgangspunkt eine Zelle mit zwei ursprünglich gleichen Kernen, von denen sich der eine unter Verlust des Chromatins zum Centrosom entwickelt, das dann seine kinetische Wirkung am anderen Kern entfaltet, während dieser auf sein eigenes diffuses Zentrum verzichtet. Die andere betrachtet die Centrosomen „als aus dem Kern ausgetretene Teile achromatischer Substanz (HERTWIG 1898), sie geht in ihrer reinsten Fassung (BOVERI 1900) von einem einkernigen Zustand aus.

Die Zweikernhypothese hat zuerst BÜTSCHLI (1891), dann vorübergehend HERTWIG (1892) und am konsequentesten SCHAUDINN (1896) und LAUTERBORN (1896) vertreten. Später hat dann HERTWIG (1898) diesen Standpunkt als einseitig bezeichnet und sich für die Möglichkeit einer verschiedenartigen Genese entschieden. „Ausgangspunkt einer ersten Entwicklungsweise ist eine Zelle mit 2 Kernen . . .“, *Amoeba binucleata*; an sie schließt sich *Paramoeba eilhardi* an, bei der „der eine Kern sein Chromatin fast ganz verloren hat“. . . . „Bei den übrigen Entwicklungsweisen würde ein gemeinsamer Grundzug darin gegeben sein, daß die Centrosomen Produkte desselben Kerns sind, dessen Teilung sie veranlassen.“ Hier sind zwei Möglichkeiten denkbar, die HERTWIG beide berücksichtigt: 1. das spätere Centrosoma ist schon vorher als individualisierter Körper im Kern vorhanden als Nucleolocentrosoma. „Würde dasselbe aus dem Kern heraustreten, so würde ein echtes Centrosoma entstehen . . .“ 2. Es sondern sich Teile der achromatischen Kernsubstanz ab und dienen als Centrosomen. Nur diese Möglichkeit berücksichtigt BOVERI (1900) in seiner Betrachtung über die Entstehung der Centrosomen.

Neuerdings haben HARTMANN u. PROWAZEK (1907) im Anschluß an SCHAUDINN's Ausführungen über die Kernduplizität der Protozoenzelle (1905) wieder auf die Hypothese mit einem zweikernigen Urzustand zurückgegriffen, wenn auch in etwas verändertem Sinne. Ihre Darstellung läßt gewissermaßen die Anfänge der Centrosomengeschichte, als noch zwei gleichwertige Kerne vorlagen, unberücksichtigt und beginnt erst mit dem Zeitpunkte, wo die beiden Kerne schon zu einem einheitlichen „Centronucleus“ (BOVERI) vereinigt sind.

Nach ihrer Auffassung ist der Kern der Protozoen ein Amphicaryon. Er enthält als Homologon des Centrosoms das Caryosom, das als zweiter Kern in den Hauptkern eingeschachtelt ist.

Ich will im folgenden zu zeigen versuchen, wie man die einzelnen Entstehungsweisen des Centrosoms, die Hertwig nebeneinander stellte, hintereinander anordnen und die eine aus der anderen ableiten kann. Mit anderen Worten: ich will nachweisen, wie man die Zweikernhypothese mit der Einkernhypothese ungezwungen verknüpfen kann. Ja ich glaube, daß weder die eine noch die andere für sich allein zur Erklärung ausreicht, wohl aber ist die erste die notwendige Ergänzung der zweiten.

Auch Boveri meint, daß sein Erklärungsversuch (den ich der Kürze halber als „Einkernhypothese" bezeichnet habe) einer Ergänzung bedürfe. Er faßt seine Anschauung in dem Satze zusammen, den zuerst R. Hertwig aufstellte, daß „das Centrosoma als ein selbständig gewordener Kernteil aufzufassen" sei, und fährt dann fort: „Doch wird man sich hierbei klar sein müssen, daß durch diesen Satz nur eine Etappe in der Geschichte des Cytocentrums ausgedrückt ist; er darf nicht so aufgefaßt werden, als enthalte er eine endgültige Aussage über den Ursprung der Centrosomen."

Der Ausgangspunkt meiner Reihe ist eine Zelle mit zwei vollkommen gleichen Kernen, die nach der Boveri'schen Terminologie als Centronuclei zu bezeichnen wären. Diese beiden Kerne vereinigen sich zu einem Amphinucleus, wobei zugleich eine Differenzierung der beiden Komponenten erfolgt, die als Arbeitsteilung aufzufassen ist. Der eine Kern übernimmt die Tätigkeit des Centrosoms, der andere gibt die Chromosomen. Wie der Amphinucleus entsteht, wissen wir nicht, wohl aber wie er aussieht.

Es ist ein Kern mit Binnenkörper (Nucleolocentrosom) und Außenchromatin, wie ihn *Amoeba tachypodia* besitzt. Dieser Kernbau ist daher als die ursprünglichste Modifikation des Protozoenkernes aufzufassen und nicht erst als Typus II, wie Hartmann u. Chagas annehmen.

Gehen wir einen Schritt weiter, so wird die Verschmelzung der beiden Komponenten inniger und sie sind daher im ruhenden Kern nicht mehr zu erkennen, wohl aber verrät sie die Teilung. Es sind die Kerne mit kernartigem Binnenkörper (Nucleolocentrosom) ohne Außenchromatin („Caryosomkerne", Typus I bei Hartmann u. Chagas). Als Beispiel diene *A. verrucosa.*

Etwas höher steht der Kern von *A. platypodia,* dessen Polkörper schon viel Chromatin eingebüßt haben. Ich deute das so: der als

Centrosom fungierende Kern gibt allmählich sein Chromatin ab und bildet dafür sein Achromatin weiter aus, während sein Partner die umgekehrte Entwicklung einschlägt.

Noch weiter vorgeschritten ist der Kern von *Amoeba lamellipodia*, dessen „Centrosoma" alles Chromatin verloren hat, der „chromatische Nucleus" liefert die Chromosomen. Wir sind damit beim „achromatischen Centrosom" angelangt, zu dem nur die Zweikernhypothese führen kann.

Von hier ab können wir uns mit der Einkernhypothese die weitere Entwicklung klar machen. Ein Teil der achromatischen Substanz wird zu einem bestimmten Gebilde individualisiert, das als Centrosom nunmehr in der endgültigen Form ins Plasma hinaustritt und zu einer Strahlenerregung fähig ist.

Für diese letzte Etappe in der Herausbildung der Centrosomen finden wir ebenfalls Beispiele bei den Protozoen. Eins hat schon HERTWIG (1895) angeführt: bei der Teilung des Nebenkerns von *Parmaecium caudatum* werden die Spindelenden durch breite Polplatten achromatischer Substanz eingenommen. Sie entstammen einer achromatischen Calotte, die dem ovalen ruhenden Kern an einem Ende aufsitzt. Wir haben es hier also schon mit ständig vorhandenen Gebilden zu tun, im Gegensatz zu den Polplatten an den Spindeln der Actinosphaerien und zu den Polknöpfen bei *Euglypha alveolata* (SCHEWIAKOFF 1888), die nur während der Teilung abgesondert werden. Noch aber fehlt den Centrosomen die Fähigkeit der Strahlenerregung, die sie erst nach dem Übertritt ins Plasma erhalten.

Für diesen Vorgang bieten die Heliozoen ein schönes Beispiel. Die erste Kenntnis darüber verdanken wir den Untersuchungen SCHAUDINN's (1896 b) an *Acanthocystis*. Bei der Knospung entstehen zunächst Tiere mit Kern, aber ohne Zentralkorn. Dann entsteht im Kern ein Centrosom, das ihn später verläßt, um den Achsenfäden der Pseudopodien als Stützpunkt zu dienen. Bei der Kern- und Zellteilung fungiert das Zentralkorn als Centrosom. Es teilt sich nach Auflösung der Achsenfäden, die einheitliche Strahlung des Körperplasmas geht in eine Doppelstrahlung über. Inzwischen hat sich aber der Kern aufgelöst und bildet eine kurze, linsenförmige Spindel mit Chromosomen auf dem Stadium der Äquatorialplatte. Jetzt erfassen ihn die Strahlensysteme der beiden Centrosomen, die Kernmembran verschwindet und die nun vorliegende Spindel ist der typischen Metazoenspindel gleichzusetzen. „Das sphärenerregende Centrosom macht seinen Einfluß gleichzeitig im Kern und im Protoplasma geltend" (BOVERI).

Diese Verhältnisse hat neuerdings Zuelzer (1909) bei einer anderen Heliozoe, *Wagnerella borealis*, bestätigen können. Interessant ist bei dieser Art der Unterschied im Verhalten des Zentralkorns bei der Teilung der Knospenkerne und bei der Teilung des ausgebildeten Tieres. Das Centrosom des Knospenkernes, das kurz vorher in ihm entstanden und verblieben ist, teilt sich und tritt an die Pole der Spindel, erzeugt aber noch keine Strahlung im Protoplasma. Diese findet sich dagegen sehr schön ausgebildet bei der Teilung des fertigen Tieres, die durch ein Zentralkorn vermittelt wird, das sich schon einige Zeit im Protoplasma befand. Wir sehen somit sehr deutlich, daß erst der Übertritt ins Körperplasma das Centrosom zur Strahlung befähigt.

Damit bin ich am Schluß meiner Betrachtung über die Phylogenie des Centrosoms angelangt. Ich möchte nur noch auf einen Punkt hinweisen, der ebenfalls für die Richtigkeit der von mir aufgestellten Reihenfolge spricht: Wenn es richtig ist, daß der Zweck der Kernteilung in einer möglichst genauen Halbierung des Chromatins besteht, so muß d e r Zustand der am höchsten entwickelte sein, in dem alle färbbare Substanz durch Chromosomenspaltung verteilt wird. Die aufgestellte Reihe läßt auch in dieser Richtung die fortschreitende Vervollkommnung erkennen. Während auf der untersten Stufe noch etwa die Hälfte des Chromatins amitotisch geteilt wird und die andere noch recht unvollkommen (*A. tachypodia*), finden wir diesen Zustand zwar auch noch auf der nächsthöheren (*A. verrucosa*); daneben jedoch können wir eine Änderung des Verhältnisses zugunsten des in die Äquatorialplatte eingehenden Chromatins feststellen (*A. platypodia*). Auf der höchsten Stufe wird alle Vererbungssubstanz durch Chromosomenspaltung den Tochterindividuen übermittelt (*A. lamellipodia*).

Ich habe schon oben kurz darauf hingewiesen, daß Hartmann und Chagas die Kernformen und Mitosen in anderer Weise aneinander reihen, als ich es getan habe. Die Autoren gehen ebenfalls von einem Amphinucleus aus. Anstatt aber eine Form an den Anfang zu stellen, die beide Komponenten auch im Ruhekern getrennt zeigt (*A. diplomitotica*), bringen sie diese erst an zweiter Stelle; an die erste setzen sie die „Caryosomkerne", deren Doppelnatur sich nur während der Teilung offenbart. Die „Kerne mit dauerndem Außenkern" leiten sie aus dem vorhergehenden Typus dadurch ab, daß sie die äußerste Schicht des Caryosoms, auf die in manchen Fällen auch im Ruhekern das generative Material beschränkt sei (?) sich abgetrennt denken, „so daß sie dann dauernd im Außenkern läge."

Diese der meinen genau entgegengesetzte Seriierung erklärt sich aus der neuen Fassung des Begriffes „Doppelkernigkeit“ (vgl. S. 117). Hartmann läßt jetzt nur noch die Trypanosomen unter den Flagellaten als „doppelkernig“ gelten. Die von Hartmann und Chagas aufgestellte Reihe bezweckt die Herausarbeitung der zweikernigen Formen aus den einkernigen: zuerst der einheitliche Kern („Caryosomkern“), dann die Trennung innerhalb des Kerns („Caryosomkern mit Außenchromatin“) — als letztes Glied müßte die Scheidung in zwei Kerne kommen. Daß Typus III von Hartmann und Chagas (Spindel ohne Polkörper) an dritte Stelle gehört, bedarf wohl nach meinen obigen Ausführungen keines Beweises mehr. Trotzdem muß man, wenn man sich das Einteilungsprinzip der Verf. zu eigen macht und konsequent durchführt, diesen Typus III noch vor ihrem Typus I einreihen. Denn nicht die Tatsache, daß die Kerne vom Typus III im Ruhezustand Außenchromatin besitzen, kann das Entscheidende für die Seriierung sein, sondern ihr Verhalten während der Teilung. Berücksichtigt man dieses, so erhält man folgende Reihe: achromatische Spindel (Typus III), achromatische Spindel mit Polkörpern (Typus I), achromatische Spindel mit Polkörpern, aber diese sind auch im ruhenden Kern von der Substanz der Chromosomen getrennt (Typus II). Man könnte also in dieser Reihe das Auftreten und Selbständigwerden des zweiten Kernes verfolgen, und wenn man die Kernformen der Amöbinen genau so anordnete, dann wäre die doppelkernige *Paramoeba*[1]) der natürliche Endpunkt der Reihe: die beiden im Typus II noch zu einem gemeinsamen Ruhekern zusammentretenden Komponenten bilden bei *Paramoeba* nach der Teilung zwei selbständige Kerne. Während der Teilung verhalten sie sich dagegen wie ein Kern, genauer: wie ein Kern vom Typus II.[2])

Man kommt somit auch bei dieser — nach meiner Meinung verkehrten — Seriierung zu dem Schluß, daß der Nebenkörper von *Paramoeba* der als Polkörper auftretenden Komponente der übrigen Amöbenkerne homolog ist; mithin daß auch diese Kerne „doppelkernig“ sind.

[1]) Wenn man freilich den Begriff „Kern“ so faßt wie Hartmann und Chagas, d. h. nur dann von einem „Kern“ redet, wenn er auch ein Centriol enthält, so kommt man bei *Paramoeba* zu ganz seltsamen Feststellungen. Nur der Nebenkörper könnte ein Centriol enthalten, nicht aber der Kern, da er ja passiv seinem Teilungsorgan, dem Nebenkörper, folgt. Daraus würde aber folgen, daß der Kern kein „Kern“ wäre, daß der Nebenkörper dagegen ein „Kern“ sein könnte! Und *Paramoeba* wäre nicht doppelkernig, sondern im günstigsten Falle $1^1/_2$kernig!

[2]) Man vergleiche die Prophasen von *Paramoeba* und *Amoeba tachypodia*; ferner die Metaphase von *Paramoeba* und *Polytomella* (Aragão 1910).

Für die Entstehung des merkwürdigen Kerndualismus bei *Paramoeba* bieten sich zwei Möglichkeiten dar: 1. die ursprünglichen Centronuclei sind getrennt geblieben, das „Zentrum" hat seine Entwicklung" daher neben dem „Nucleus" durchgemacht; 2. es hat eine Vereinigung bestanden, aber die eine Komponente des Amphinucleus ist selbständig geworden, nachdem ihre Umwandlung zum „Zentrum" schon etwas vorgeschritten war. Nach meiner Überzeugung hat die erste Annahme mehr Wahrscheinlichkeit für sich. Die Kernverhältnisse bei *Paramoeba* sind demnach neben die von *A. tachypodia* zu stellen; vielleicht sind sie etwas primitiver. An *Paramoeba* wäre dann *A. crystalligera* anzuschließen, die uns die sehr primitive Teilung eines Amphinucleus erhalten hat; nach ihr käme *A. tachypodia*.

Meine Auffassung von der Entstehung der Centrosomen läßt sich etwa in folgender Weise formulieren: In einem Amphinucleus bildet sich der eine Kern zum reinen Nucleus aus, während der andere zum Zentrum wird. Die erste Etappe in der Entwicklung ist erreicht, wenn das Zentrum sein gesamtes Chromatin verloren hat und nur noch durch sein Achromatin vertreten ist. Dieser Zustand bedeutet für die meisten Protozoenkerne den Höhepunkt der Entwicklung. Einige jedoch und die überwiegende Mehrzahl der Metazoenkerne differenzieren aus dieser achromatischen Substanz ein selbständig auftretendes und zur Sphärenbildung befähigtes Centrosoma heraus.

Das so entstandene Centrosoma, also der phylogenetisch älteste Typ, ist ein vollkommen homogenes Gebilde. Das Centrosoma im Sinne Boveris, das ein Centriol eingeschlossen enthält, stellt einen besonderen Typus dar. Es bedeutet die höchste Entwicklungsstufe des Centrosoms überhaupt. Im Einklang hiermit steht die Tatsache, daß derartige Centrosomen sich ausschließlich in Eizellen und jungen Furchungszellen finden, in Zellen, von denen wir annehmen dürfen, daß sie an die Wirkungsweise des Centrosoms besondere Anforderungen stellen. Ein Bedürfnis nach Ausbildung eines Centriols wird besonders dann vorhanden sein, wenn das Centrosoma eine bedeutende Größe erreicht.

Gleichsam das ontogenetische Beispiel für eine derartige Phylogenie des Centrosoms, wie ich sie eben schilderte, liefert das *Actinosphaerium*. Hertwig (1898) faßt seine Befunde in folgender Weise zusammen: „Centrosomen vergrößern sich und wachsen zu Centrosphären heran. In diesen treten Centriolen

auf . . .“ Die Centriolen sind also etwas Sekundäres und es „muß die größere morphologische Bedeutung den Centrosomen eingeräumt werden“. Zweifelhaft bleibt, „ob die Zentralkörper resp. Centriolen schon bei allen Tieren den Charakter von Dauergebilden gewonnen haben oder ob es nicht zahlreiche Fälle gibt, in denen Centriolen als Verdichtungen im Innern von Centrosphären bei jeder Teilung neu entstehen“.

Zu gleichen Anschauungen bin ich durch die von mir oben aufgestellte Reihe geführt worden. Auch Gurwitsch (1904) sieht „in der Differenzierung eines Centriols innerhalb eines größeren Gebildes, des Centrosomas, eine nur sekundär entstandene, vielleicht durch Größenverhältnisse bedingte Ausbildung des Teilungsorganes“.

Durch die soeben beendeten Ausführungen tritt der Unterschied zwischen meiner und der Hartmann'schen Auffassung von der Natur des Centriols am schärfsten hervor.[1])

3. Amitose, Promitose, Mitose.

Als Beispiele für eine Amitose galten bisher bei Protozoen *Amoeba polypodia* (F. E. Schulze 1875) und *A. crystalligera* (Schaudinn 1899). Nägler führt für diese beiden Fälle eine neue Bezeichnung, „Promitose“, ein und definiert sie als „Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose, noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleolocentrosoms, des Caryosoms“.

Ich nehme den Namen an, da er sicherlich dem Wesen der genannten Kernteilungen mehr entspricht als das Wort Amitose. Immerhin muß man sich klar sein, daß die Anwendung des Ausdrucks Promitose zu einer künstlichen Trennung von prinzipiell gleichen Teilungsmodi führt. Ein Beispiel mag das erläutern. Die Teilung der *A. tachypodia* und die von *A. limax* und *A. verrucosa* sind offenbar gleichwertig. Und doch wird man die erste als Promitose, die beiden anderen als Mitose bezeichnen müssen. Den hieraus entstehenden Nachteil wiegt aber der Vorteil auf, daß wir durch das Wort Promitose eine kurze Bezeichnung für die Teilung der primitiven Form des Amphinucleus (vgl. den Abschnitt „Centrosom“!) erhalten.

Wenn freilich Nägler meint, daß es von der Promitose zur Amitose ein sehr großer Schritt sei, so kann ich ihm nicht bei-

[1]) Man vergleiche hierzu die Ausführungen von Mulsow, Archiv f. Protistenk. Bd. 22, 1911, S. 40 u. 41 (Anmerkung bei der Drucklegung).

stimmen. Für ihn ist das nicht anders möglich, weil er die Promitose unter der Wirkung von Centriolen sich vollziehen läßt. Ich glaube nachgewiesen zu haben, daß die Existenz der Centriolen auf recht schwachen Füßen steht. Wenn man daher von ihnen absieht und die Teilung der *A. crystalligera* unvoreingenommen betrachtet, so ist die Übereinstimmung mit der Amitose sehr auffällig. Nur muß man bedenken, daß es sich bei der *A. crystalligera* eben um zwei ineinander geschachtelte Kerne handelt, daher die Verdoppelung des Bildes. Ob das bei *A. polypodia* auch der Fall ist, läßt sich heute noch nicht sagen, da wir ihre Teilung nur nach einer Beobachtung im Leben kennen; möglich ist es jedoch, denn nach Schaudinn läßt *A. crystalligera* im Leben auch nur einen sich hantelförmig teilenden Nucleus erkennen. Wir haben also auf der niedrigsten Stufe der Kernteilung eine regelrechte amitotische Teilung beider Komponenten des Amphinucleus.

Von hier aus läßt sich die weitere Entwicklung schrittweise verfolgen. Allmählich beschränkt sich die amitotische Teilung immer mehr auf den Binnenkörper, das „Centrosom", während die zweite Kernkomponente, die ja den generativen Teil darstellt, auf eine exaktere Verteilung ihres Chromatins hinarbeitet und schließlich bei der Chromosomenspaltung den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht.

Ich will hier nur ein paar Beispiele für den Anfang der Reihe geben. An die *A. crystalligera* wäre etwa die Kernteilung von *Coccidiuun schubergi* (Schaudinn 1899 b) anzuschließen. Der Binnenkörper schiebt auch hier noch das generative Material vor sich her, aber dieses teilt sich nicht mehr amitotisch als zusammenhängende Masse, sondern es sammelt sich an den Polen, nachdem es vorher regellos im Kernraum verteilt war.

Etwas weiter ist *Chlamydophrys stercorea* (Schaudinn, unpubliziert, Zeichnungen bei Doflein 1909). Das generative Material sammelt sich auf den längsgestreckten Wabenreihen zu chromosomenartigen Bildungen, die anscheinend gespalten werden. Da die Tochterplatten jedoch schneller auseinanderweichen als der Binnenkörper, so werden sie durch dessen Pole doch noch von innen erfaßt und auseinander geschoben.

Bei der *A. tachypodia* endlich teilt sich das Nucleolocentrosom schon viel energischer, so daß es nicht mehr zu einer Verlagerung der beiden Kernkomponenten in der Anaphase der Teilung kommen kann wie bei *Chlamydophrys*. Die „Chromosomen" bleiben von Anfang bis Ende zwischen ihren „Centrosomen".

Damit haben wir einen Zustand der Promitose erreicht, den man ebenso gut auch als Mitose bezeichnen kann.

Blicken wir zurück und legen uns mit Nägler die Frage vor, „ob sich die Mitose durch die Promitose hindurch aus der Amitose entwickelt hat", so brauchen wir sie nicht wie er unentschieden zu lassen, sondern können sie getrost bejahen. Die einzige Voraussetzung ist nur, daß man das Fehlen von Centriolen auch da anerkennt, wo man keine finden kann.

4. Die Abkugelung der Amöben und die Mechanik der Zellteilung.

Das Bestreben, während der Teilung Kugelgestalt anzunehmen, findet sich nicht allein bei Amöben. Bei Metazoen kennt man es schon länger. So sagt Ziegler (1895): „Es läßt sich deutlich beobachten, daß die Zellen kurz vor der Teilung sich abrunden und eine kugelige Gestalt anzunehmen streben". Bei Gurwitsch (1904) finden wir folgende Angaben: „Eine wohl am meisten in die Augen springende Veränderung der sich zur Teilung anschickenden Metazoenzellen ist ihre bedeutende Abrundungstendenz, welche unter allen Umständen und bei verschiedensten Zellformen zur Geltung kommt. Besonders auffallend ist die Erscheinung bei zylindrischen Epithelien und bei ganz flachen reich verzweigten Zellen, z. B. Bindegewebszellen der Gefäßendothelien. Wie bedeutend die Abrundungstendenz der ersteren sein kann, ergibt sich schon aus ihrer fast ständig erfolgenden Ablösung von der Basalmembran und Auslösung aus der Schlußleiste."

Aus welchem Grunde die Abkugelung erfolgt, läßt sich schwer sagen. Gurwitsch nimmt mit Reinke (1900) an, daß in der sich teilenden Zelle der Turgor eine starke Zunahme erfahre und daß dieser dann nicht nur die Abrundung veranlasse, sondern auch später bei der Zellteilung eine wichtige Rolle spiele. Das kann wohl kaum für die Amöben zutreffen. Denn die Flüssigkeitsaufnahme seitens der Zelle, die zur Erhöhung des Turgors unbedingt nötig ist, erfordert sicher eine gewisse Zeit und die Amöbe müßte sich daher allmählich abrunden. Statt dessen sieht man sie plötzlich Kugelgestalt annehmen, ja man erhält manchmal den Eindruck, als ob das Tier gleichsam zusammenschrecke.

Man könnte nun in der Abkugelung eine Gewähr für die gleichmäßige Verteilung des Plasmakörpers erblicken. Dagegen scheint mir jedoch das Verhalten der zylindrischen Epithelzellen zu sprechen.

Wenn diese sich der Länge nach teilten, so wäre damit schon eine recht genaue Halbierung des Zellkörpers gewährleistet. Die Abkugelung, die gerade hier große Widerstände zu überwinden hat, wäre dann eine ganz unnötige Kraftverschwendung.

Ich vermute, daß bei den Amöben die Abkugelung des Körpers vom Kern veranlaßt wird. Wäre sie unabhängig von ihm, dann könnte sie in jeder Phase der Kernteilung eintreten, von der Prophase angefangen bis zur späten Anaphase. Statt dessen sieht man, daß sie zu einem bestimmten Zeitpunkt erfolgt: bei *Amoeba lamellipodia* immer in der Prophase, bei den übrigen von mir untersuchten Amöben in der Anaphase der Kernteilung. Die Sonderstellung der *Amoeba lamellipodia* (und der *Amoeba vespertilio* und *Mastigella vitrea*, die sich ebenso verhalten) wird erklärlich, wenn man berücksichtigt, daß bei ihnen der Kern in der Prophase eine außerordentliche Tätigkeit entfaltet. Dem Grad der Aktivität, in der sich der Kern befindet, dürfte auch die Stärke seiner Einwirkung auf das Plasma entsprechen. Bei *Amoeba tachypodia* liegt die Periode der stärksten Tätigkeit des Kernes in der Anaphase, dann erst kugelt sich das Tier ab.

Das Unterbleiben der Körperteilung nach der Kernteilung ist nach meinen Erfahrungen an Amöben als anormal zu bezeichnen. Mit dieser Angabe stimmt die Beobachtung gut überein, daß man zwei- und mehrkernige Tiere besonders häufig in alten Kulturen findet. Auch die oben (S. 72 Anm.) erwähnte 9kernige Amöbe entstammte einer außerordentlich dicht besetzten Kultur.

Ich vermute, daß die Abkugelung auch dann eintritt, wenn die Körperteilung unmittelbar nach der Kernteilung ausbleibt. Wenigstens habe ich die späteren Teilungsstadien des Kernes nur in abgekugelten Amöben angetroffen, mit alleiniger Ausnahme von Fig. 89. Wahrscheinlich kommt nur die völlige Durchschnürung des Plasmas nicht zustande. Erfolgt die Teilung früher oder später doch noch, so ist sie — soweit mir Beobachtungen darüber vorliegen — nicht mit einer Abrundung des Körpers verbunden. Wenn das in allen Fällen zuträfe, dann ginge daraus zweierlei hervor, erstens, daß die Abkugelung nicht eine möglichst gleichmäßige Verteilung des Protoplasmas bezwecken kann und zweitens, daß nur der in Teilung befindliche Kern das Plasma zur Abkugelung veranlassen kann.

Wie wirkt nun der Kern auf das Protoplasma ein? Zunächst stellt die Amöbe ihre Bewegung ein. Auch die Heliozoen gehen während der Teilung in den Ruhezustand über, was sich bei ihnen deutlich im Einziehen der Pseudopodien äußert. Die Abkugelung

der Amöben kann nicht allein durch das Aufhören der Bewegung bedingt sein, da sich bei ihnen Ruhezustände finden, in denen der Körper keine Kugelgestalt aufweist. So bildete eine Amöbe, die ich in Reinkultur gezüchtet habe, nur ausnahmsweise Cysten von kreisförmigem Umriß, gewöhnlich stellte die Umgrenzungslinie Drei-, Vier-, Fünf-, bisweilen auch Sechsecke mit abgerundeten Ecken dar.

Die Veränderungen, die der sich teilende Kern im Protoplasma hervorruft, dürften chemischer Natur sein. Ich habe oben (S. 73) die Ansicht ausgesprochen, daß chemische Änderungen im Protoplasma, wie sie während der Geschlechtsperiode eintreten, ihren Einfluß auch im Kern geltend machen und Anlaß geben zu den sogenannten generativen Kernteilungen. Umgekehrt können chemische Prozesse, die sich im Kern abspielen, nicht ohne Wirkung auf das Protoplasma bleiben. Nun ist die Kernteilung sicherlich nicht bloß ein physikalischer Vorgang. Die Ablösung des Chromatins von der achromatischen Substanz, wie sie die Prophasen von *Amoeba lamellipodia* so schön zeigen, der Zerfall der Polkörper in der Anaphase von *Amoeba tachypodia* sind ohne chemische Umsetzungen nicht möglich.

Wenn sich die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas ändert, so wird damit zugleich die Oberflächenspannung beeinflußt. Wir wissen ja, daß dazu schon geringe Unterschiede genügen. Für das Protoplasma glaubt Bütschli (1876) annehmen zu dürfen, daß „allein schon Differenzen im Wassergehalt die Oberflächenspannung verändern." Wenn das zuträfe, dann ließe sich bei den Amöben die Ursache für die Abkugelung sogar morphologisch nachweisen: es wäre die Flüssigkeitsaufnahme seitens des Kernes. Bei *Amoeba lamellipodia* findet sie schon deutlich sichtbar in der Prophase der Teilung statt, bei den übrigen Amöben erst in der Anaphase, wenn sich der Kern energisch in die Länge streckt.

Ich möchte somit die erste Periode der Amöbenteilung, die Abkugelung, auffassen als physikalischen Vorgang, bedingt durch chemische Veränderungen. Nachweisen läßt sich davon nur, daß der Kern Flüssigkeit aus dem Plasma aufnimmt und daß sich zu gleicher Zeit die Amöbe abkugelt. Wahrscheinlich wird durch den Flüssigkeitsverlust die Oberflächenspannung des Plasmas erhöht.

Der weitere Verlauf der Körperteilung läßt sich ebenfalls mit physikalischen Gesetzen erklären. Um über die dabei wirksamen Kräfte eine Vorstellung zu erhalten, machte ich folgenden Versuch: Auf Wasser, dem ich etwas Essig zugesetzt hatte, brachte ich einen Tropfen Olivenöl von etwa 1 cm

Durchmesser und steckte durch seine Mitte zwei Nadeln; dann vergrößerte ich durch parallele Verschiebung die Entfernung zwischen beiden Nadeln. Solange diese kleiner blieb als der Halbmesser des Tropfens, trat keine Veränderung seines Umrisses ein. Erst beim Überschreiten dieser Grenze streckte sich der Tropfen zum Ellipsoid, schnürte sich dann allmählich hantelförmig durch und am Ende war jede Nadel von einem Tropfen umgeben.

Die bei diesem Vorgang wirksamen Kräfte verteilen sich auf zwei Gruppen; wir finden auf der einen Seite die Kraft, welche die beiden Nadeln voneinander entfernt und damit zugleich den Öltropfen unter Vergrößerung seiner Oberfläche in die Länge zieht — und auf der anderen die der ersten Kraft entgegenwirkende Konsistenz des Öls vereint mit der Oberflächenspannung, die dem Tropfen die kleinste Oberfläche zu erhalten strebt.

Solange der Tropfen ellipsoide Gestalt hat, kann man jeden Augenblick die Bewegung der beiden Nadeln einstellen, ohne daß die Form des Tropfens eine Änderung erleidet. Es herrscht also Gleichgewicht. Das gilt auch noch, wenn die Teilungsfurche einzuschneiden beginnt. Dann kommt jedoch ein bestimmter Punkt, ein Grenzwert für die Entfernung der beiden Nadeln, jenseits dessen ein Gleichgewichtszustand nicht mehr möglich ist. Hat man diesen Punkt nur um ein geringes überschritten und hält jetzt die Nadeln in ihrer Lage fest, so sieht man, wie die Brücke zwischen den Teilhälften des Tropfens schmäler und schmäler wird und schließlich zerreißt.

Aus alledem geht hervor, daß die Dehnung des Tropfens, die Vergrößerung seiner Oberfläche, durch den Zug hervorgerufen wird, den man durch die beiden Nadeln ausübt, während die schließliche Trennung und Abkugelung durch die Oberflächenspannung bewirkt wird und als Übergang in eine neue Gleichgewichtslage aufzufassen ist.

Die Teilung der Amöben vollzieht sich auf ganz analoge Weise. [1])

---

[1]) Man könnte mir einwenden, daß der Versuch, den ich angestellt habe, mit der Teilung der Amöben nicht in Analogie gesetzt werden könne, weil ich mit einem linsen- und nicht kugelförmigen Öltropfen gearbeitet habe, der doch allein der Wirklichkeit entsprechen würde. Ich verweise deshalb auf Plateau (1873). Er stellte vollkommen kugelige Öltropfen her, indem er sie der Wirkung der Schwere dadurch entzog, daß er sie in einer Alkohol-Wasser-Mischung von gleichem spezifischen Gewicht suspendierte. Zog er solche Tropfen mit Hilfe zweier Ringe in die Länge, so konnte er alle Veränderungen daran feststellen, die ich oben für den Olivenöltropfen schilderte, insbesondere die spontane Durchschnürung, wenn die Entfernung zwischen den beiden Ringen eine bestimmte Grenze überschritten hatte.

Auch hier wird die anfängliche Kugelgestalt in die Länge gezogen, sobald die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen größer wird als der Halbmesser der Kugel. Auch hier wird demnach die Konsistenz des Plasmas und die Oberflächenspannung überwunden. Ein Unterschied besteht lediglich darin, daß die Wirkung, die dort auf einem äußeren Eingriff beruht, hier aus dem Innern hervorgeht, und daß die Bewegung keine ziehende, sondern eine stemmende ist. Für den Effekt ist das sicher völlig belanglos.

Daß der Teilungsapparat stemmt und nicht zieht, lassen nicht nur meine Amöben erkennen (besonders *Amoeba tachypodia* und *A. platypodia*), sondern auch die übrigen genauer untersuchten Amöben. Ich verweise nur auf einige besonders klare Beispiele: *Amoeba crystalligera*, *A. vespertilio*, *A. limax*, *A. diplomitotica*, *A. diploidea*, *A. horticola* und *A. albida*.

Die Wirkungsweise des Teilungsapparates wird dadurch erhöht, daß er zur Zeit seiner stärksten Beanspruchung eine hohe Kohärenz annimmt, die eine größere Widerstandsfähigkeit gewährleistet. Wenn nämlich die Protoplasmakugel zum Ellipsoid gedehnt und die Einschnürung eingeleitet wird, dann verschmelzen die einzelnen Bestandteile der Spindel mehr oder weniger miteinander. Bei *Amoeba lamellipodia* und *A. vespertilio* ist diese Periode besonders scharf hervorgehoben, weil nur so lange die Chromosomen verkleben und die charakteristischen Ringe bilden. Die Spindel wird dadurch gleichsam durch Reifen zusammengehalten, so daß die einzelnen Fasern eine einheitliche Wirkung ausüben können. Der gleiche Effekt wird bei *Mastigella vitrea* dadurch erzielt, daß die Chromosomen die nierenförmigen Körper bilden. Bei *Amoeba platypodia*, *A. horticola* und *A. albida* kommt zur Verschmelzung der Chromosomen noch die der Spindelfasern zu einem stabförmigen Gebilde. Mit den Chromosomen vereinigen sich bei *Amoeba platypodia* auch die Polkörper. Das findet bei *Amoeba tachypodia*, *A. limax*, *A. diplomitotica* und *A. diploidea* nicht statt. Hier kommt es infolge Verklebung nur zur Bildung der „Zwischenkörper".

Für die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen gibt es genau so, wie wir es im Versuch mit dem Öltropfen für die beiden Nadeln sahen, einen Grenzwert, nach dessen Überschreitung die weitere Teilung spontan erfolgt. Der Beginn dieser Periode läßt sich in den Präparaten genau feststellen: es verschwinden die achromatischen Verbindungen, die bis dahin zwischen den Tochterkernen bestanden. Bei *Amoeba lamellipodia* wird die Spindel aufgelöst, bei *A. platypodia*, *A. horticola* und *A. albida* ist von dem stark färbbaren

Faden nichts mehr zu sehen und bei *A. verrucosa* hat sich schon die Kernmembran durchgeschnürt.

Damit soll nicht gesagt sein, daß nun jede Versteifung zwischen den beiden Tochterkernen geschwunden sei. Ich bin der Überzeugung, daß doch noch etwas Ähnliches vorhanden ist, freilich läßt es sich morphologisch nicht nachweisen, wohl aber kann man es erschließen. Ich habe oben die Amöbenteilung in zwei Perioden geschieden, die „Durchschnürung" und die „Trennung". Wenn die erste beendet ist, sind die beiden Tochtertiere noch durch eine schmale Brücke miteinander verbunden, am deutlichsten ist das bei *Amoeba lamellipodia*. Diese Brücke wird nicht durchgeschnürt, sondern zerdehnt, und zwar sind das eigentlich Aktive hierbei die Pseudopodien, die erst jetzt wieder auftreten (Fig. 12, Taf. 3). Die Breite der Brücke entspricht nun bei *A. lamellipodia* in auffälliger Weise dem Durchmesser eines Zylinders, dessen Grundflächen die beiden Tochterkerne sind. Die Entstehung der Brücke erkläre ich mir in folgender Weise: Das Plasma erhält an der Stelle, wo vorher die Spindel gewesen ist, wahrscheinlich durch ihren Einfluß, eine dichtere Beschaffenheit. Wenn dann die Durchschnürung erfolgt, bleibt jene Plasmaportion infolge des größeren Widerstandes, den sie darbietet, als Brücke zwischen den beiden Tochtertieren bestehen. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied zwischen der Teilung des Öltropfens und der der Amöbe. Er erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, daß der Öltropfen ein vollkommen homogenes Gebilde ist, was für die Amöbe nicht zutrifft.

Wie kommt es nun, daß die Spindel schon zu einer Zeit verschwindet, wo sie doch eigentlich ihre Rolle bei der Zellteilung noch nicht ausgespielt hat? Darüber gibt der Versuch mit dem Öltropfen Aufschluß. Die wirkenden und gegenwirkenden Kräfte haben in den einzelnen Phasen der Teilung eine verschiedene Gruppierung. Im Anfang wirkt allein der Zug der beiden Nadeln gegen die Konsistenz des Öles und die Oberflächenspannung, und zwar, bis der Grenzwert überschritten ist, in dem die spontane Durchschnürung beginnt. Von da ab wirkt neben dem Zug noch die Oberflächenspannung; beiden steht als Gegenkraft nur die Konsistenz des Öles gegenüber. Da diese ihre Größe nicht ändert, so muß die Arbeit, welche von jetzt ab der Zug zu leisten hat, geringer sein. Bei den Amöben macht sich der Eintritt in dieses Stadium der Teilung dadurch bemerkbar, daß dann die Einrichtungen verschwinden, die der Kern im Interesse der Plasmateilung bildet, und die oben näher bezeichnet wurden.

Die spontane Durchschnürung wird wahrscheinlich in der Hauptsache durch die Oberflächenspannung bewirkt; daß diese nicht allein ausreicht, sondern noch durch den Zug unterstützt werden muß, läßt sich leicht nachweisen. Zieht man nämlich die beiden Nadeln aus dem Öltropfen heraus, wenn die Durchschnürung schon im Gange ist, so zieht sich der Tropfen wieder zur Kugel zusammen.

Auf Grund der gewonnenen Kenntnisse über den Mechanismus der Amöbenteilung und im besonderen im Anschluß an die letzte Beobachtung können wir jetzt versuchen, die Entstehung der zweikernigen Amöben zu erklären, von denen oben schon die Rede war. Zwei Möglichkeiten bieten sich dar und beide dürften in Betracht kommen. Die erste deutete ich schon an: die Amöbe kugelt sich ab, die Kugel kann sich noch zum Rotationsellipsoid strecken, es kommt aber nicht zur Einschnürung. Das wird stattfinden, wenn die Kernteilungsfigur zu kurz ist und somit nicht die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen erreicht wird, die für den Eintritt der spontanen Durchschnürung erforderlich ist. Im zweiten Falle hat die Spindel die normale Länge erreicht, die spontane Durchschnürung wird eingeleitet, kann aber nicht zu Ende geführt werden, weil die Versteifung zwischen den beiden Tochterkernen zu zeitig schwindet und demnach ein Zustand eintritt, wie er gegeben ist, wenn man die beiden Nadeln aus dem schon hantelförmigen Öltropfen zieht. Die Amöbe wird wie dieser zur Kugelgestalt zurückkehren. In beiden Fällen liegt der Grund für das Mißlingen der Körperteilung in einer anormaler Beschaffenheit des Kerns. Daneben kommen wohl auch Störungen vor, die vom Plasma ausgehen. Es unterbleibt dann die Abkugelung. Einen solchen Fall dürfte Fig. 89 darstellen. Da ich aber nur dieses eine Mal auf einem späten Kernteilungsstadium die Abkugelung des Körpers vermißte, so möchte ich annehmen, daß nur ausnahmsweise die Schuld am Fehlschlagen der Körperteilung pathologischen Veränderungen des Plasmas zuzuschreiben ist.

Die Plasmateilung zweikerniger Formen von *A. lamellipodia* tritt, wie ich mehrfach beobachten konnte, dann ein, wenn die Tiere sich in der Weise dehnen, wie es Textfig. 4f wiedergibt. Ist dann in jedes der beiden verbreiterten Enden ein Kern geraten, so genügt offenbar ihr Einfluß, um ein Abfließen des Plasmas nach den beiden Enden hin zu veranlassen und damit das Zerreißen des mittleren Abschnittes zu bewirken. Ähnlich dürfte es bei den übrigen Amöben sein.

Nachdem wir so einen Einblick in den Teilungsvorgang eines einfachen Organismus erhalten haben, ist zu erhoffen, daß uns jetzt

auch die Wirkungsweise des komplizierten Mechanismus etwas verständlicher wird, den wir bei den höheren Tieren finden.

Ich beschränke mich hier auf die Frage, in welcher Weise die beiden Bestandteile der Metazoenspindel, die Zentralspindel und die Mantelfasern mit den Centrosomen zum Zustandekommen der Zellteilung beitragen. Boveri (1910a) meint, „daß der Vorgang der Zellteilung zu einem wesentlichen Teile darauf beruht, daß in einer bestimmten Phase des caryokinetischen Zyklus über die ganze Zellenoberfläche die gleiche Tendenz zu amöboider Beweglichkeit kommt, daß aber dieses Bestreben nur an jenen Stellen sich äußern kann, wo die Sphärenwirkung fehlt oder wo sie am schwächsten ist. Den Sphären käme nach dieser Auffassung eine regulierende Wirkung zu; sie würden in einem gewissen Umkreis die Zellenoberfläche versteifen". Amöboide Bewegungen während der Teilung sind besonders an dotterreichen Eiern beobachtet worden. Ob man aber daraus auf eine Mitwirkung bei der Zellteilung schließen kann, scheint mir zweifelhaft. Es ist jedenfalls auffällig, daß gerade die Amöbenteilung, genauer gesagt die Durchschnürung des Amöbenkörpers, ohne jede amöboide Bewegung erfolgt. Die Bewegungen, die sich an den besonderen „Teilungspseudopodien" der *Amoeba verrucosa* z. B. zeigen, dürften dadurch bedingt sein, daß die Oberfläche sich während der Teilung beständig verändert, indem sie sich zunächst vergrößert und dann wieder verkleinert.

Die Zellteilung der Metazoen wird wohl in vielen Fällen durch eine von der Zentralspindel ausgeübte stemmende Wirkung bewerkstelligt. Für eine derartige Funktion der Zentralspindel sprechen verschiedene Tatsachen. Ich brauche nur zu erinnern an den zuerst von Drüner (1895) festgestellten und später mehrfach bestätigten gewundenen Verlauf ihrer Fasern, und daran, daß häufig zwischen den geteilten Zellen die Zentralspindel als zylindrischer Stab, ähnlich der „Brücke" bei *Amoeba lamellipodia* bestehen bleibt.

Den Centrosomen möchte ich einen Einfluß auf die Plasmateilung absprechen. Sie führen eine Vervollkommnung der Kernteilung herbei, indem sie auf eine sehr gleichmäßige Verteilung des Chromatins hinwirken. Daher das Auftreten von Centrosomen bei *Actinosphaerium* während der Reifeteilungen (Hertwig 1898). Die Centrosomen ordnen die Chromosomen zur Äquatorialplatte an, vielleicht wirken sie auch noch mit bei ihrer Spaltung. Ihre Tätigkeit beschränkt sich somit auf die Pro- und Metaphasen. Das ist bei vielen Objekten deutlich festzustellen; die maximale Ausbildung der Strahlungen fällt in jene Periode. Wenn dann die Zellteilung ein-

setzt, sind die Strahlungen häufig schon in Rückbildung begriffen. Will man an einer Mitwirkung der Sphären bei der Zellteilung festhalten, so muß man mit Boveri (1910a) annehmen, daß ihr Einfluß „noch über die Existenz der strahligen Strukturen hinaus eine Zeitlang bestehen“ bleibt. Das ist mir nicht wahrscheinlich.

Es zeigt sich, daß die zunächst rein morphologische Unterscheidung zwischen Zentralspindel und Mantelfasern auch einem physiologischen Unterschied entspricht. Die Zentralspindel stemmt und veranlaßt die Zellteilung. Sie wirkt nur in untergeordnetem Maße bei der Kernteilung mit, indem sie die schon getrennten Kernhälften (Tochterplatten) auseinanderführt. Die Sonderung des Chromatinbestandes in zwei gleiche Portionen erfolgt durch einen Zug, den die Centrosomen ausüben. Die Mantelfasern sind daher Zugfasern und stehen wie die Centrosomen nur zur Kernteilung in Beziehung. Daß die Centriolen und Centrosomen ganz allgemein die Fähigkeit besitzen, Chromatin an sich heranzuziehen, hat vor kurzem Buchner (1910) ausgeführt.[1])

Meine Anschauungen über die Wirkungsweise von Zentralspindel und Mantelfasern decken sich mit dem, was R. Hertwig (1898) darüber sagt. Dem Centrosom freilich räumt Hertwig und mit ihm Boveri eine andere Bedeutung ein als ich. Sie glauben, daß es Kern- und Zellteilung zugleich veranlaßt und beide dadurch in viel innigeren Zusammenhang bringt, als es vorher der Fall war. Nach meiner Meinung besteht die Vervollkommnung, die der Teilungsapparat durch das Auftreten der Centrosomen erfährt, lediglich darin, daß die schon vorher angestrebte, aber noch nicht erreichte Halbierung des Chromatinbestandes der Zelle jetzt gewährleistet wird. Ich erinnere nochmals an die Reihe *Amoeba crystalligera*, *A. tachypodia*, *A. platypodia*, *A. lamellipodia*, die das Hinarbeiten auf immer genauere Teilung des Chromatinbestandes deutlich erkennen läßt.

Nachtrag.

Der Druck vorstehender Abhandlung, die schon Ende Oktober 1910 abgeschlossen vorlag, ist aus verschiedenen Gründen stark verzögert worden. Inzwischen sind einige Arbeiten erschienen, die ich hier einer Besprechung unterziehen will.

[1]) Anmerkung bei der Drucklegung: Sehr schöne Bilder für eine Zugwirkung des Centrosoms gibt Mulsow bei seiner *Monocystis* (Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911).

Chatton [1]) beschreibt die Teilung einer neuen Amöbe, *A. mucicola*. Die Abbildungen, die er von dem Vorgange gibt, bedürfen der Ergänzung, besonders ist das Entstehen und Verhalten der Äquatorialplatte noch unklar. Es scheinen hier Ähnlichkeiten der Prophasen mit denen von *A. tachypodia* zu bestehen. Im ruhenden Binnenkörper findet Ch. kein Centriol, wohl aber ein oder mehrere stark färbbare Körper, die er nicht mit Centriolen homologisieren will (S. 255) und denen er eine aktive Anteilnahme bei der Teilung des Binnenkörpers abspricht (S. 257). Das „Centriol" und die „Centrodesmose" in Fig. 14 sind mir recht unwahrscheinlich. Er sagt (S. 258): „On ne voit pas ici comme chez la plupart des amibes limax .... une effilure persister entre les deux moitiés du caryosome ou corps polaires. Mais dans quelques amibes et à ce stade seulement [2]) ... j'ai pu distinguer un filament axial trés fin qui, chez les individus différenciés à point apparaît comme réunissant deux corpusculus sidérophiles situés chacun au centre de l'un des corps polaires". Wenn dem Centriol tatsächlich die Bedeutung zukommt, die ihm Ch. mit Hartmann zuschreibt, so ist nicht einzusehen, warum es erst dann sich darstellen läßt, wenn der Binnenkörper schon geteilt und die Rolle des Centriols damit ausgespielt ist. Auffällig ist ferner, daß der Teilungsapparat nur bei den in besonderer Weise differenzierten Amöben des Stadiums der Fig. 14 sichtbar wird, nicht aber bei den stark gefärbten. Und man sollte doch annehmen, daß gerade dann die „Centrodesmose" zwischen den beiden Binnenkörperhälften gut hervortreten müßte. Die Angabe, daß die Zellteilung nicht unmittelbar auf die Kernteilung folge, bedarf der Nachprüfung. *Amoeba mucicola* gehört nicht zu den *Limax*-Amöben im engeren Sinne (vgl. S. 64 f.). Dem Vorschlage Ch.'s, die von Vahlkampf genauer untersuchte *A. limax* als *A. vahlkampfi* zu bezeichnen, kann ich nicht beistimmen, ich verweise nur auf meine Ausführungen auf S. 65. Die Diagnose der *Limax*-Amöben auf S. 272 „à pseudopodes lobés, unilatéraux, peu nombreux" muß ich nach meinen Erfahrungen an *A. tachypodia* als nicht zutreffend bezeichnen (vgl. bes. Textfig. 3).

Die Frage, in welcher Weise die einzelnen Kernteilungsarten der Amöben miteinander verwandt sind [3]), hoffe ich durch meine

[1]) Chatton, E. (1910): Protozoaires parasites des branchies des Labres: Amoeba mucicola Chatton, Trichodina labrorum n. sp. Appendice: Parasite des Trichodines. Arch. Zool. exp. T. 5.

[2]) Von mir gesperrt.

[3]) Chatton, E. (1910): Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Faits et théories. Arch. Zool. exp. T. 5.

Darstellung ihrer Lösung näher gebracht zu haben, als es Chatton gelungen ist; ich kann mir daher eine Besprechung seiner Ausführungen darüber ersparen. Ebenso habe ich meinen Standpunkt zu den übrigen Fragen, die er in seinem „Essai" bespricht, in meinem allgemeinen Teile schon ausführlich genug dargestellt. Die Arbeit Ch.'s bringt nach meiner Meinung keinen neuen Beweis für das allgemeine Vorkommen der Centriolen.

Das gleiche gilt für die Darstellung, die Hartmann und Chagas [1]) von der Kernteilung der *A. hyalina* geben. Im Gegensatz zu Dangeard [2]), der dieser Form Centriolen ausdrücklich abspricht, stellen H. und Ch. fest, daß der Binnenkörper ein Cytozentrum enthält. Man vergleiche die Abbildungen, die sie von der Kern- und Körperteilung geben, mit meinen Bildern von *A. lamellipodia* und man wird finden, daß zwischen den beiden Tieren überraschende Ähnlichkeiten bestehen. Ich glaube daher, daß wir hier, ähnlich den echten *Limax*-Amöben, zwei verschiedene Varietäten der gleichen Art vor uns haben. Es wären dann *A. vespertilio* — über deren nahe Verwandtschaft mit *A. lamellipodia* ich schon gesprochen habe — *A. lamellipodia* und *A. hyalina* als eine Species *vespertilio* aufzufassen, ähnlich der Species *limax* (vgl. S. 65). Die Angabe der Verf. S. 160, daß bei „keiner anderen Amöbe" die Differenzierung in Ecto- und Entoplasma in gefärbten Präparaten so deutlich erhalten bleibe, wie bei ihrer Form, kann ich durch meine sämtlichen Abbildungen widerlegen. Ich kann H. und Ch. unmöglich in der Anerkennung aller ihrer „Centriolen" beistimmen. Auf alle Fälle scheiden nach meiner Meinung aus die „Centriolen" der Fig. 4a, 5a und b, 13, 15 u. 16. Fig. 4a stellt wahrscheinlich die beginnende Auflösung der Chromatinringe dar, ähnlich meiner Fig. 68, das „Centriol" links ist dann ein Chromatinbrocken. Für die Prophasen und ebenso für die Telophasen der Kernteilung habe ich bei *A. lamellipodia* genügend viel Abbildungen gegeben, so daß man mir daraus eine Kritik der Abbildungen von H. und Ch. wohl zugestehen kann. Die „Prophase" in Fig. 11 halte ich für eine Telophase ähnlich meiner Fig. 73. Daran ändert auch die Angabe nichts, daß die Amöbe „abnorm groß" gewesen sei. Das kann leicht dadurch bedingt sein, daß das Tier sich sehr flach ausgebreitet hatte. Für meine Annahme spricht

[1]) Hartmann und Chagas (1911): Über die Kernteilung von Amoeba hyalina Dang. Mem. Inst. Osw. Cruz, Rio de Janeiro, T. 2.

[2]) Dangeard, P. (1900): Etude de la Karyokinèse chez l'amoeba hyalina sp. nov. Le Botaniste 7e série.

ferner die Angabe der Verf., daß „die Kernmembran und die Kernsaftzone erhalten“ geblieben sei. Die Membran verschwindet auch bei *A. lamellipodia* stets in der Prophase, tritt aber sehr deutlich in der Telophase wieder auf (vgl. meine Fig. 53—58 u. 71). Ich vermute, daß das „Centriol“ und die „Centrodesmose“ der Fig. 11 etwas stark gefärbte Wände und Schnittpunkte des Retikulums sind, das in der Telophase auch bei *A. lamellipodia* wieder hervortritt. Die Bilder der Verf. von der Telophase sind unzureichend. Die Spindel soll „eine äußerst feine Streifung“ zeigen; es ist aber wohl möglich, daß sie einen ähnlichen Bau besitzt wie die von *A. lamellipodia* und sich wie diese nur schwer darstellen läßt. Der Kern der *A. hyalina* ist meiner Meinung nach durchaus kein „primitiver“ Kern, sondern gehört dem höchsten Typus der Amöbenkerne an (vgl. S. 124 ff.). Meine Ansicht über das Vorkommen einer „abgekürzten Mitose“ habe ich auf S. 73 geäußert. Wie willkürlich eine derartige Annahme ist, tritt besonders hier hervor, wo die Verf. die beiden Kerne in Fig. 17 durch eine abgekürzte Mitose zustande kommen lassen ohne jeden anderen Anhaltspunkt als die angebliche „Centrodesmose“. Übrigens erklärt auch Chatton die auffallende Lagerung der Kerne in mehrkernigen Amöben wie ich: „Ce sont des noyaux amenés au contact par le jeu de courants cytoplasmiques“ (S. 260). Einstweilen möchte ich trotz der Fig. 8—10 u. 12 Dangeard recht geben, der ein Cytozentrum bei *A. hyalina* strikte in Abrede stellt. Die Prophasen der nahe verwandten *A. lamellipodia* lassen jedenfalls erkennen, daß zunächst eine Bipolarität des Kernes, wie sie die geteilten Centriolen bedingen müßten, nicht vorhanden ist. Der positiven Angabe der Verf. über das Vorkommen von Centriolen stehen demnach jetzt zwei negative gegenüber, die eine beim gleichen, die andre bei einem sehr ähnlichen Objekt, das aber für die Entscheidung der Frage günstiger ist, weil es größer ist.

Nägler[1]) beschreibt die Kernteilung einer neuen Amöbe, *A. hartmanni*, und bespricht im Anschluß daran die Centriolfrage. Vergleicht man die Fig. 6 u. 7 mit meiner Fig. 80 a—f von *A. platypodia* und hält daneben noch Nägler's Fig. 26—29, so erscheinen die „Centriolen“ in Fig. 6, 7 u. 26 etwas fragwürdig. Nach meiner Überzeugung handelt es sich in allen Fällen um ruhende Binnenkörper, deren Chromatin eine eigenartige Anordnung zeigt, Fig. 26 stellt zudem allem Anschein nach ein ganz junges Tier dar. Die

[1]) Nägler, K. (1911): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. Amoeba hartmanni n. sp. Anhang: Zur Centriolfrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Bemerkung zu Fig. 29 „Reduktionsvorgänge glaube ich hierbei ausschließen zu müssen“ (S. 63), hätte sich Nägler sparen können; es besteht wohl keine Gefahr, daß jemand auf solch abenteuerliche Gedanken kommt. In Fig. 10 finde ich drei „Centrodesmosen“, Nägler spricht nur von einer. Fig. 12 u. 13 lehren nichts anderes, als daß der Kern ein zähflüssiger Körper ist, dessen Teilstücke am Ende der Durchschnürung durch einen feinen Faden verbunden sind.

Die allgemeinen Betrachtungen, die Nägler an seine Beobachtungen anknüpft, bringen nichts Neues, außer daß er die Centriolen zu „Kernen der Lebenstätigkeit par excellence“ (!) stempelt. Nägler vermutet, daß die „Teilfähigkeit eines bestimmten Zentrums ... sich selbst im ruhenden Caryosom“ schon äußern könne. Er zitiert deshalb S. 66 ausführlich die Ansicht Prowazek's [1]) von der inhärenten Bipolarität des Caryosoms. Hierzu möchte ich bemerken, daß die Beobachtungen über Centriolen, die „fast immer geteilt sind“, an Gregarinen und Furchungszellen gemacht sind, mithin an Zellen, deren Kerne zu gewissen Zeiten ebenfalls immer in Teilung sind. Da nun die Centrosomenteilung stets schon beendet ist, wenn das Chromatin des Kerns seine Teilungsmanöver beginnt, so bleibt — wenn die Teilungen unmittelbar aufeinander folgen — dem Centrosom nichts anderes übrig, als seine Teilung schon in der Ana- und Telophase der vorhergehenden Teilung zu vollziehen. Hingegen ist bei allen anderen Zellen, also auch bei Amöben, der Ruhekern das Normale, der Kern befindet sich nur vorübergehend im Teilungszustand; zwischen zwei Teilungen vergehen Stunden oder Tage! Keinesfalls darf man, wie das Nägler tut, den Befunden, die Léger u. Duboscq [2]) an Gregarinen machten, die Angaben von Hartmann (1910) und Jollos [3]) an die Seite stellen. Was bei Gregarinen verständlich ist, bleibt bei Amöben und Trypanoplasmen unverständlich. Dazu kommt die strenge Gesetzmäßigkeit, mit der sich die Teilung des Centrosoms in einem bestimmten Stadium der Kernteilung vollzieht, und die Unregelmäßigkeit, die die als „Centriolen“ im Binnenkörper beschriebenen Gebilde zeigen. Neben Ruhekernen, Prophasen mit nur einem Centriol und anderen, die seine Teilung

[1]) Prowazek, S. v. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig und Berlin.

[2]) Léger, L. et Duboscq, O. (1909): Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

[3]) Jollos, V. (1910): Bau und Vermehrung von Trypanoplasma helicis. Arch. f. Protistenk. Bd. 21. Auch die Untersuchungen von Erdmann (1910) gehören hierher.

zeigen sollen, sehen wir Anaphasen und Telophasen, in denen der Kern schon zwei Centriolen aufweist. Es ist doch kaum anzunehmen, daß diese Tiere sich nach kürzerer Zeit wieder teilen sollen als die mit nur einem Centriol im ruhenden Kern oder in der frühen Prophase. Von Ciliaten wissen wir genau, daß unter gleichen Bedingungen die Tiere einer Kultur sich alle in annähernd gleicher Zeit teilen. Meine Beobachtungen an *Amoeba verrucosa* und an einer zweikernigen Amöbe machen mir dasselbe für Amöben wahrscheinlich. Sollte sich das durch genaue Untersuchungen bestätigen lassen, dann gibt es keinen Grund für die Willkür, mit der das eine Tier sein Centriol schon in der Telophase teilt, während ein anderes der gleichen Art oder Species und in der gleichen Kultur die Teilung erst in der Prophase vollzieht. — In einer Anmerkung zu S. 61 verwahrt sich Nägler dagegen, daß Chatton die *A. horticola* vom *Limax*-Typus ausschließt, dagegen *A. diploidea* und *A. albida* ihm einordnet. Nach meinen Ausführungen auf S. 101—103 dürfte, wenn man nach der Kernteilungsfigur ordnet, über die Zugehörigkeit der *A. diploidea* zum *Limax*-Typus kein Zweifel herrschen, ebenso darüber, daß Chatton recht hat, wenn er *A. horticola* davon ausnimmt. Wenn aber Chatton *A. albida* zu einer *Limax*-Amöbe stempeln will, so stützt er sich dabei — wie das auch seine Fig. 2, *n—s* deutlich zeigt — nur auf die angeblichen Anfangsstadien der Teilung, die ich sämtlich nicht für solche halte; dagegen läßt er vollkommen unberücksichtigt das nach meiner Meinung einzig richtige Teilungsstadium (Nägler, 1909, Fig. 81). Das ist insofern interessant, als es zeigt, daß auch Chatton keinen Zusammenhang finden konnte zwischen Nägler's Fig. 73—80 und Fig. 81; er hat, ebenso wie Nägler, die Ähnlichkeit zwischen Fig. 70 u. 81 vollkommen übersehen und kommt dadurch auf eine falsche Fährte. Ich hoffe durch meine Ausführungen auf S. 101 f. hier Klarheit geschaffen zu haben.

Die von Wasielewski und Hirschfeld[1]) beschriebene Strohamöbe I scheint einige Ähnlichkeit mit *A. diplomitotica* zu haben; darauf deuten neben den Größenangaben und den Anaphasen die Prophasen Taf. I, Fig. 11 und Taf. IV, Fig. 2 hin. Eine sichere Entscheidung ist unmöglich, weil die Abbildungen der Verf. viel zu lückenhaft sind. Das eine steht jedoch fest, daß die Strohamöbe I zu den echten *Limax*-Amöben gehört und zwar zu denjenigen mit dauerndem Außenchromatin. Gegen die Angabe der Verf., daß bei

[1]) Wasielewski, Th. v. und Hirschfeld, L. (1910): Untersuchungen über Kulturamöben. Abh. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Klasse.

Sublimatalkoholfixierung die Trennung von Ecto- und Entoplasma verloren gehe und daß kleinere Hohlräume im Zelleibe „entschieden seltener“ aufträten, stelle ich meine Fig. 28—47, die sämtlich nach Sublimatalkoholpräparaten gezeichnet sind. Die Mißerfolge der Verff. führe ich auf ihr „schonendes Fixieren“ zurück (Fixierung von Agarstückchen unterm Deckglas, die Amöben zwischen Agar und Deckglas). Die Flüssigkeit muß dabei zunächst den stark wasserhaltigen Agar durchdringen, ehe sie zu den Amöben gelangt, sie wirkt daher in beträchtlich verdünntem Zustande und die Tiere werden wahrscheinlich nicht augenblicklich abgetötet. Interessant ist, daß die Verf. bei Giemsa-Färbung während der Teilung Binnenkörper und Außenchromatin different färben konnten. Das macht es wahrscheinlich, daß auch bei *A. tachypodia* während der Anaphase beide Bestandteile der „Spindel“ getrennt bleiben und höchstens eine Plastinabgabe seitens des Binnenkörpers stattfindet. So schön die Mikrophotogramme sind, die der Arbeit beigefügt sind, so läßt sich doch nicht viel mit ihnen anfangen. Das haben wohl auch die Verf. empfunden und deshalb noch Schemata gegeben. Gute Zeichnungen hätten hier sicher bessere Dienste getan. Man kann sich so auch keine Vorstellung bilden über die „Centriolen“, von denen Wasielewski und Hirschfeld berichten. Das erste Anzeichen der Teilung soll das Sichtbarwerden eines stark färbbaren Körnchens im Binnenkörper sein, das aber nach Ansicht der Verff. nicht immer nachweisbar ist. „Es hat den Anschein“, als wenn das Centriol erst wächst und sich dann in zwei Körner teilt. Mit den Centriolen wandert je eine Hälfte des Binnenkörpers an einen Kernpol, „aber nur selten ist das Binnenkorn (= Centriol. Anm.) in dieser Polstellung deutlich“. Das ist sehr fragmentarisch. Flagellatenzustände, die Wasielewski und Hirschfeld als „Schwimmformen“ bei ihrer Amöbe beobachtet haben, konnte ich bei keiner der von mir untersuchten Amöben finden, trotzdem ich in Wasser gezüchtet habe. Überdies spielen die von mir beschriebenen „Schwebformen“ sicherlich eine wesentliche Rolle bei der Ausbreitung der einzelnen Arten und machen besondere flagellatenähnliche Schwimmformen unter Umständen ganz überflüssig.

Literaturverzeichnis.

Aragão, H. de B. (1909): Über eine neue Amöbenart, Amoeba diplomitotica. Beitrag zum Studium der Kernteilung bei den Amöben. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo 1.

— (1910): Untersuchungen über Polytomella agilis n. g. n. sp. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo 2.

Awerinzew, S. (1904): Über die Teilung bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Bd. 27.

— (1905): Die Süßwasser-Rhizopoden. (Russisch.) Travaux de la Soc. imp. des Naturalistes d. St. Pétersbourg T. 35.

— (1909a): Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.

— (1909b): Studien über parasitische Protozoen. III. Beobachtungen über die Vorgänge der Schizogonie bei Gregarinen aus dem Darme von Amphiporus sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 16.

Behla, R. (1898): Die Amöben, insbesondere vom parasitären und kulturellen Standpunkte. Berlin.

Berliner, E. (1909): Flagellaten-Studien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Blochmann, F. (1894): Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl. Bd. 14.

Borgert, A. (1910): Kern- und Zellteilung bei marinen Ceratium-Arten. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Boveri, Th. (1900): Zellenstudien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

— (1910a): Über die Teilung zentrifugierter Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30, Festband für Roux.

— (1910b): Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomenteilung. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwig's Bd. 3. Jena.

Buchner, P. (1910): Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Arch. f. Zellforschung Bd. 5.

Bütschli, O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Bd. 10.

— (1880—82): Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs Bd. 1.

— (1891): Über die sogenannten Zentralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 4.

Calkins, G. (1905): Evidences of a Sexual-cycle in the Life-history of Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

Carter, H. J. (1856): Fresh Water Infusoria of Bombay. The Annals and Magazine of nat. Hist. 2nd Series Vol. 20.

Cash and Hopkinson (1905): The british freshwater Rhizopoda and Heliozoa. London, Ray Society.

Caullery, M. (1906), Sur un Amoebien parasite des Embryons de Peltogaster curvatus. Compt. rend. de la Soc. de Biologie T. 61.

Dobell, Cl. (1908): The Structure and Life-History of Copromonas subtilis nov. gen. nov. spec.: a Contribution to our Knowledge of the Flagellata. The Quart. Journ. of micr. Science Vol. 52 new Series.

— (1909a): Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads. The Quart. Journ. of micr. Science Vol. 53 new Series.

Dobell, Cl. (1909b): Chromidia and the Binuclearity Hypotheses: A Review and a Criticism. The Quart. Journ. of micr. Science Vol. 53 new Series.

Doflein, F. (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

— (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde 2. Aufl. Jena.

Drüner, L. (1895): Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29.

Dujardin, F. (1841): Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires.

Ehrenberg, Chr. G. (1838): Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.

Elmassian, M. (1909): Sur une nouvelle espèce amibienne chez l'homme, Entamoeba minuta n. sp. Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenk. Bd. 52. Originale.

Erdmann, Rh. (1910): Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploidea. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwig's Bd. 1. Jena.

Fairchild, D. G. (1897): Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 30.

França, C. und Athias, M. (1907): Recherches sur les Trypanosomes des Amphibiens. II. Les Trypanosomes de Hyla arborea. Archivos do Real Instituto Bacteriologico Camara Pestana T. 1.

Giemsa, G. (1909): Über die Färbung von Feuchtpräparaten mit meiner Azur-Eosinmethode, Deutsche med. Wochenschr. S. 1751.

— (1910): Zur Färbung von Feuchtpräparaten und Schnitten mit der Azur-Eosinmethode. Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenk. Bd. 54 I. Abt. Originale.

Goldschmidt, R. (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Grassi, B. (1881): Intorno ad alcuni protisti endoparassitici. Atti della Società Italiana di Szienze naturali V. 24.

Greeff, R. (1891): Über die Erd-Amöben. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwiss. zu Marburg.

Grosse-Allermann, W. (1909): Studien über Amoeba terricola. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Gruber, A. (1884): Über Kern und Kernteilung bei den Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.

— (1894): Amöben-Studien. Ber. d. naturf. Gesellsch. z. Freiburg i. B. Bd. 8 Festband f. Weismann.

Gurwitsch, A. (1904): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Haase, G. (1910), Studien über Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Hartmann, M. (1908): Eine neue Dysenterieamöbe, Entamoeba tetragena (Viereck) syn. Entamoeba africana (Hartmann). Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene Bd. 12. Beihefte.

— (1909): Untersuchungen über parasitische Amöben. I. Entamoeba histolytica. Arch. f. Protistenk. Bd. 18.

— (1910): Über eine neue Darmamöbe, Entamoeba testudinis n. sp. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo II.

— und Chagas, C. (1910a): Flagellaten-Studien. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo II.

— — (1910b): Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen an Schlangenhämogregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 20

Hartmann. M. und Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
Hertwig, O. (1884): Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Jena.
Hertwig, R. (1892): Über Befruchtung und Konjugation. Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellsch.
— (1895): Über Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol in München Bd. 11.
— (1896): Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig.
— (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. d. königl. bayr. Akad. d. Wissensch. II. Cl. Bd. 19.
— (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
— und Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Suppl. 10.
Hofer, B. (1890): Experimentelle Studien über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24.
Janicki, C. v. (1909): Über Kern und Kernteilung bei Entamoeba blattae. Biol. Centralbl. Bd. 29.
Jennings, H. (1904): Contributions to the Study of the Behavior of lower Organisms. Washington, Carnegie Institution.
Jollos, V. (1909): Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
— (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
Keuten, J. (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
Keysselitz, G. (1908a): Studien über Protozoen. Aus dem Nachlaß von Fritz Schaudinn. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.
— (1908b): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.
Khainsky, A. (1911): Untersuchungen über Arcellen. Arch. f. Protistenk. Bd. 21.
Lauterborn, R. (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
Leidy, J. (1879): Fresh-water Rhizopods of North-America. Washington. (In Report of the United States Geological Survey of the Territories).
Leyden, E. v. und Loewenthal, W. (1905): Entamoeba buccalis Prowazek bei einem Fall von Carcinom des Mundbodens. Charité-Annalen. 29. Jahrg.
Loewenthal, W. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
Mereschkowsky, C. v. (1879): Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16.
Meyer, A. (1904): Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Botan. Zeitung 62. Jahrg.
Moroff, Th. (1907): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
— (1910): Fakultativ parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.

Penard, E. (1890): Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève T. 31.
— (1902): Faune rhizopodique du Bassin du Léman. Genève.
— (1905): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
Prowazek, S. v. (1903): Die Kernteilung des Entosiphon. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
— (1904a): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20.
— (1904b): Entamoeba buccalis n. sp. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Bd. 21.
— (1905): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 22.
Reichenow, E. (1909): Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 23.
— (1910): Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.
Reinke, F. (1900): Über den mitotischen Druck. Untersuchungen an den Zellen der Blutkapillaren der Salamanderlarve. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 9.
Rhumbler, L. (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 7.
— (1905): Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83, Festschrift für Ehlers.
Rosenbusch, F. (1909): Trypanosomen-Studien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
Schaudinn, F. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin II. Halbbd.
— (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin.
— (1896a): Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin I. Halbbd.
— (1896b): Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.
— (1899a): Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Anh. zu d. Abhandl. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch.
— (1899b): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 13.
— (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 18.
— (1903a): Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 19.
— (1903b): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 19.
— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20.
— (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.
Scheel, K. (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschrift zum 70. Geburtstag von K. v. Kupffer. Jena.
Schepotieff, A. (1910): Amöbenstudien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 29.

Schewiakoff, W. (1888): Über die karyokinetische Teilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13.
Schröder, O. (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Sphaeromyxa sabrazesi. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.
Schubotz, K. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
Schulze, F. E. (1875): Rhizopodenstudien V. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.
Siedlecki, M. (1905): Über die Bedeutung des Karyosoms. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. Math.-Naturw. Klasse.
— (1907): Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Caryotropha mesnilii. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. Math.-Naturw. Klasse.
Steuer, A. (1904): Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
Swarczewsky, B. (1908): Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. 12.
Swellengrebel, N. H. (1910): Notiz über eine neue freilebende Amöbe, Amoeba Salteti n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
Vahlkampf, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
Verworn, M. (1889): Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena.
Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.
Werner, H. (1908): Studien über pathogene Amöben. Arch. f. Schiffs- u. Tropen-Hygiene Bd. 12, Beihefte.
Zaubitzer, H. (1901): Studien über eine dem Strohinfus entnommene Amöbe. Inaug.-Dissert. Marburg.
Ziegler, H. E. (1894): Über Furchung unter Pressung. Verhandl. d. anatom. Gesellsch.
— (1895): Untersuchungen über die Zellteilung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.
Zuelzer, M. (1909): Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Tafelerklärung.

Tafel 3.

Sämtliche Figuren sind nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 1 bei Zeiss homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 4 (730×), Fig. 2—11 bei Zeiss homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 12 (2400×), Fig. 12 u. 13 Skizzen (ohne Zeichenapparat gezeichnet).

Fig. 1. *Amoeba verrucosa* Ehrbg. Kontractile Vakuole im Entstehen, *Na* = Nahrungskörper.

Fig. 2—4. *Amoeba tachypodia.*

Fig. 5—7. Cysten der *Amoeba tachypodia*, *cv* = kontraktile Vakuole, 5 junge Cyste, 6 etwas ältere, 7 fertige Cyste.

Fig. 8. *Amoeba lamellipodia.*

Fig. 9. Cyste der *Amoeba lamellipodia.*

Fig. 10 u. 11. *Amoeba platypodia.*

Fig. 12. Teilung von *Amoeba lamellipodia*, 10^{50}—10^{56} Durchschnürung, 10^{57}—11^{0} Trennung; Pseudopodien treten erst 10^{57} auf.

Fig. 13. Teilung einer *Pellicula*-Amöbe. Die Zeitangaben beziehen sich auf eine zweikernige Amöbe, wahrscheinlich *Amoeba diploidea* HARTMANN und NÄGLER.

Tafel 4.

Teilung von *Amoeba verrucosa* nach fixierten Präparaten. Färbung Boraxkarmin, nur Fig. 19 DELAFIELD's Hämatoxylin und Fig. 23 Eisenhämatoxylin.

Die Übersichtsbilder Fig. 14a, 16a usw. bei ZEISS homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 2 (380 ×), Fig. 14—27b bei ZEISS homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8 (1300 ×) gezeichnet.

Fig. 14 u. 14a. Ruhender Kern.

Fig. 15. Ruhender Kern, im Binnenkörper eine zentrale Verdichtung (Kunstprodukt!).

Fig. 16 u. 16a. „Spindel" in der Prophase.

Fig. 17 u. 17a. Prophase, Polkörper ausgebildet.

Fig. 18, 18a u. 19. Metaphase. Äquatorialplatte.

Fig. 20 u. 20a. Frühe Anaphase.

Fig. 21 u. 21a. Mittlere Anaphase. Bau der Teilungsfigur! Abkugelung des Plasmakörpers.

Fig. 22 u. 22a. Späte Anaphase. Beginn der Einschnürung in der Mitte der Spindel.

Fig. 23 u. 23a. Späte Anaphase. Protoplasmastrahlung! Plasmakörper ein Ellipsoid.

Fig. 24 u. 24a. Späte Anaphase. Plastinnucleolus verschwunden. Beginn der Durchschnürung des Plasmakörpers.

Fig. 25 u. 25a. Telophase. Durchschnürung des Plasmakörpers fast beendet.

Fig. 26 u. 26a. Telophase. Trennung der beiden Tochtertiere unter aktiver Teilnahme von Pseudopodien.

Fig. 27a u. b. Kerne zweier Schwesteramöben etwa 10 Minuten nach der Teilung. Nur in 27b ein Plastinnucleolus.

Tafel 5.

Teilung von *Amoeba tachypodia* nach fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten. Gezeichnet bei ZEISS homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 12 (2400 ×).

Fig. 28. Ruhender Kern, in *a* und *b* ruhende Kerne nach stärker differenzierten Präparaten.

Fig. 29—34. Prophasen der Teilung.

Fig. 29. Das Außenchromatin sammelt sich in der einen Kernhälfte, in *a* stärker differenziert.

Fig. 30. Streckung des Binnenkörpers (Nucleolocentrosoms), in *a* stärker differenziert.

Fig. 31. Beginn der einseitigen Durchschnürung des Binnenkörpers.

Fig. 32. Dasselbe, etwas später.

Fig. 33. Die einseitige Durchschnürung ist fast beendet, in *a* stärker differenziert, Kern etwas gedreht.

Fig. 34. Dasselbe, Kern gegen Fig. 33 um 90° gedreht.

Fig. 35 u. 36. Metaphase, Polkörper und „Chromosomen" in *a* stärker differenziert.

Fig. 37. Vermehrung der „Chromosomen", Beginn der Vakuolisierung der Polkörper.

Fig. 38—45. Anaphasen der Teilung.

Fig. 38. Zerfall der Polkörper. Grenze zwischen beiden Komponenten der Spindel verwischt. Abkugelung des Plasmakörpers.

Fig. 39. Etwas später wie 38, die Sonderung zwischen „Chromosomen" und Polkörpern ist deutlicher.

Fig. 40. Die „Chromosomen" rücken nach der Spindelachse zusammen, um dort zum „Zwischenkörper" zu verschmelzen.

Fig. 41. Weitere Ausbildung des Zwischenkörpers.

Fig. 42. Die „Chromosomen" sind sämtlich zum Zwischenkörper verschmolzen.

Fig. 43. Streckung der Teilungsfigur und des Plasmakörpers; der Zwischenkörper wirkt stemmend (Schlängelung!).

Fig. 44. Dasselbe, Ablösung des Außenchromatins aus dem Zwischenkörper, Beginn der Durchschnürung des Plasmakörpers.

Fig. 45. Trennung der Tochtertiere unter aktiver Teilnahme von Pseudopodien.

Fig. 46 u. 47. Telophasen der Teilung.

Fig. 46. Die beiden Tochtertiere getrennt. Weitere Ablösung des Außenchromatins aus dem früheren Zwischenkörper.

Fig. 47. Vom Zwischenkörper ist nur noch ein kleiner Rest vorhanden; etwas stärker differenziert als Fig. 46.

Fig. 48—51. Cysten von *Amoeba tachypodia*. Auftreten und allmähliches Anwachsen der stark färbbaren Körper im Plasma.

Tafel 6 u. 7.

Teilung von *Amoeba lamellipodia* nach fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten. Gezeichnet bei Zeiss homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 12 (2400×).

Fig. 52. Ruhender Kern, in *a* nach einem stärker differenzierten Präparat.

Fig. 53—61. Prophasen der Teilung.

Fig. 53—55. Vakuolisierung des Binnenkörpers (Nucleolus) und Sonderung von chromatischer und achromatischer Substanz.

Fig. 56. Sonderung beendet; eine achromatische Kugel von einem etwas stärker färbbaren Netz umsponnen, in dessen Knotenpunkten das Chromatin eingelagert ist.

Fig. 57. Achromatische Substanz eine Platte, an ihren Rändern das Chromatin.

Fig. 58—60. Das Chromatin rückt zur Äquatorialplatte zusammen.

Fig. 61. Vorstadium der Äquatorialplatte, zahlreiche Chromatinpartikeln.

Fig. 62. Metaphase der Kernteilung. Chromosomen.

Tafel 7.

Fig. 63—67. Anaphasen der Kernteilung.

Fig. 63. Spaltung der Chromosomen.

Fig. 64. Tochterplatten. Spindelfasern parallel gestellte Wabenreihen.

Fig. 65. Dasselbe. Die Chromosomen verkleben miteinander.

Fig. 66. Tochterplatten als Chromatinringe am Ende der Spindel. Streckung des Protoplasmakörpers.

Fig. 67. Auflösung der Spindel, Beginn der Durchschnürung des Plasmakörpers.

Fig. 68—70. Durchschnürung; Fig. 71 u. 72 Trennung der Tochterindividuen. Kern in der Telophase.

Fig. 68. Zerfall der Chromatinringe.

Fig. 69. Achromatisches Retikulum in den Tochterkernen.

Fig. 70. Zwischen beiden Tochterindividuen eine Protoplasmabrücke.

Fig. 71. Dehnung der Brücke.

Fig. 72. Die Brücke kurz vor dem Zerreißen.

Fig. 73. Die beiden Tochtertiere kurz nach der Teilung. (Die Entfernung zwischen ihnen ist im Präparat etwa dreimal so groß!) In jedem Kern 12 Chromatinkugeln.

Fig. 74—77. Rekonstruktion der Tochterkerne. Verschmelzung der einzelnen Chromatinkugeln zu einem einheitlichen Binnenkörper.

Fig. 78 u. 79. „Centriol" und dessen Teilung. Fixierungsprodukt, entstanden durch Verkleben der peripheren Chromatinkugeln bis auf 1 bzw. 2 zentrale (vgl. den gut fixierten Kern in Fig. 52 a).

Tafel 8.

Teilung von *Amoeba platypodia* nach fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten. Gezeichnet bei Zeiss homog. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 12 (2400 ×).

Fig. 80. Ruhender Kern. a—f verschiedene Anordnung des Chromatins.

Fig. 81 u. 82. Prophasen der Teilung. Zerfall des Binnenkörpers.

Fig. 83. Metaphase. Äquatorialplatte und schwach ausgebildete plattenartige Polkörper.

Fig. 84 u. 85. Tochterplatten.

Fig. 86. Die einzelnen Chromatinkugeln beginnen miteinander zu verkleben. Abkugelung des Plasmakörpers, spitze Pseudopodien!

Fig. 87. Die Chromatinkugeln der Polkörper sind zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzen, die Chromosomen sind noch frei.

Fig. 88. Verschmelzung von Chromosomen- und Polkörperchromatin. Beginn der Verschmelzung der Spindelfasern.

Fig. 89. Spindelfasern zu einem stark färbbaren Stab verschmolzen.

Fig. 90. Dasselbe; der Stab wirkt stemmend (Biegung); Streckung des Plasmakörpers.

Fig. 91. Telophase der Kernteilung. Beginn der Durchschnürung des Plasmakörpers.

Fig. 92. Durchschnürung beendet.

Fig. 93. Trennung der beiden Tochtertiere, Wiederauftreten der typischen Pseudopodien.

Fig. 1.

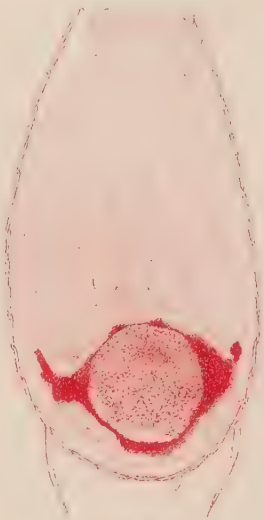


Fig. 2.

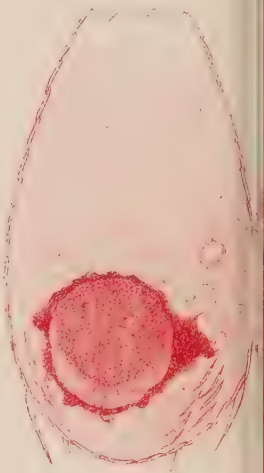
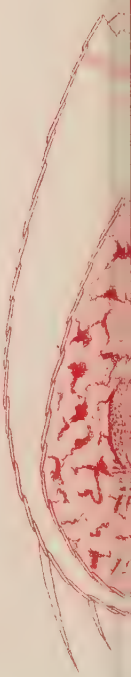


Fig. 3.

Fig. 7.

Fig. 8.



M Popoff gez.

Verlag von G

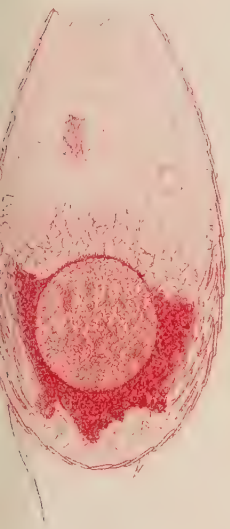


Fig. 4.

Fig. 5.

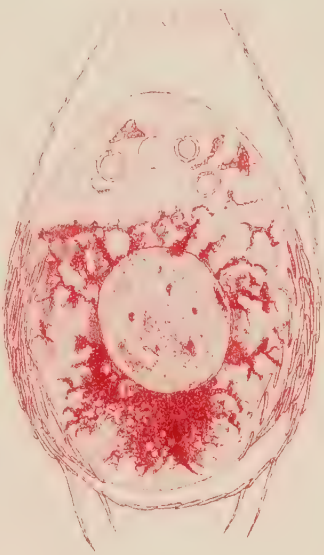


Fig. 6.

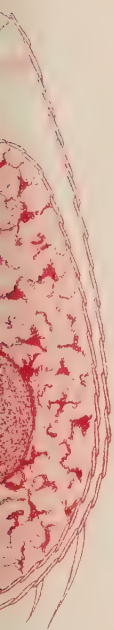


Fig. 10.

Fig. 11.

Lith Anst v K Wesser Jena

cher ena

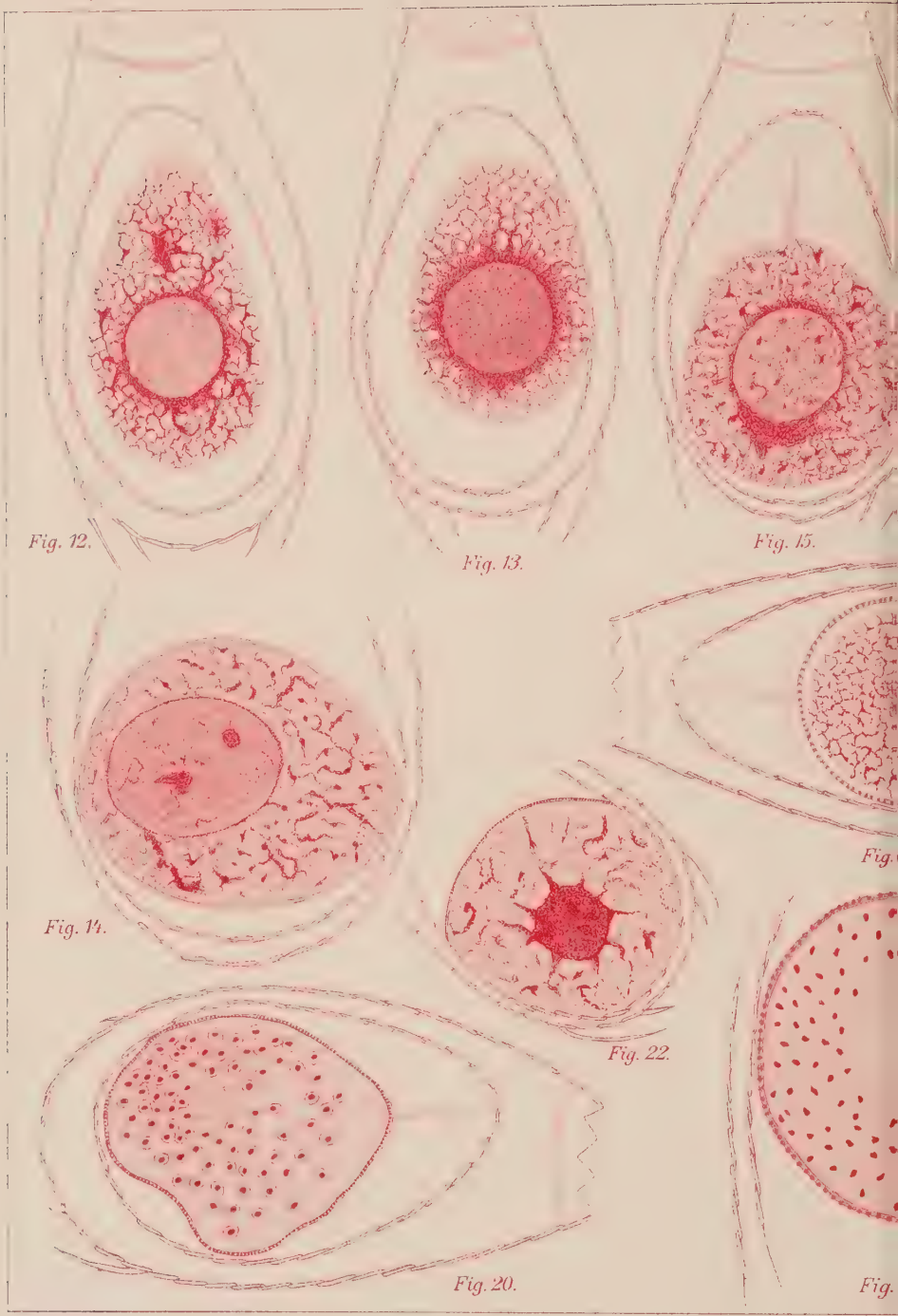


Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 15.

Fig. 14.

Fig. 22.

Fig. 20.

Fig.

M. Popoff gez.

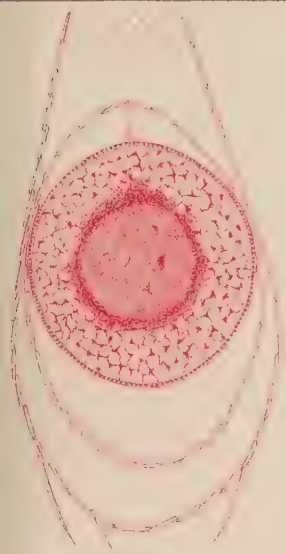


Fig. 16.

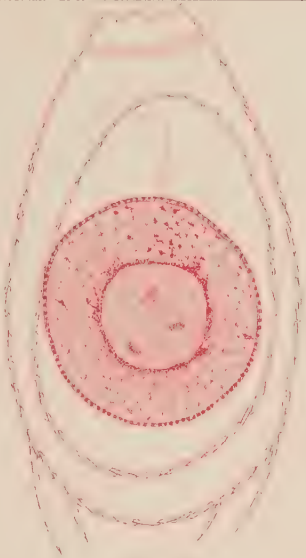


Fig. 17.

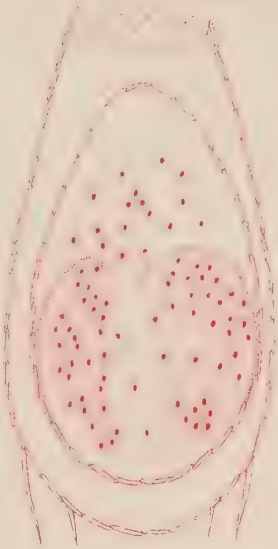
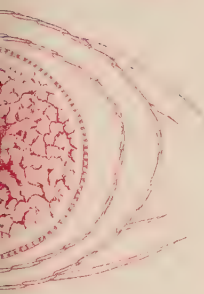


Fig. 21.



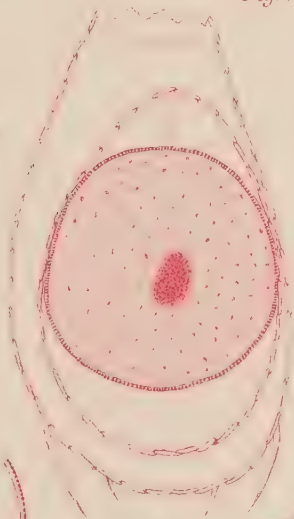


Fig. 24.

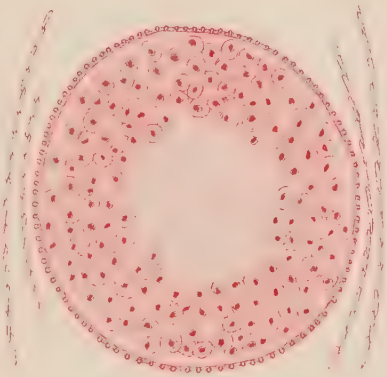


Fig. 19.

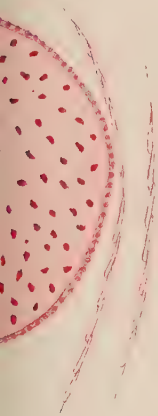


Fig. 27.

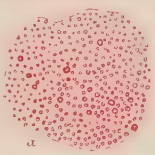


Fig. 26.

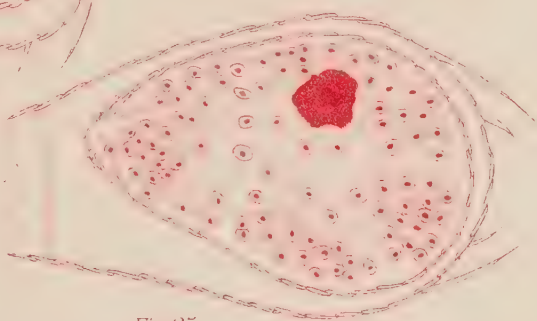
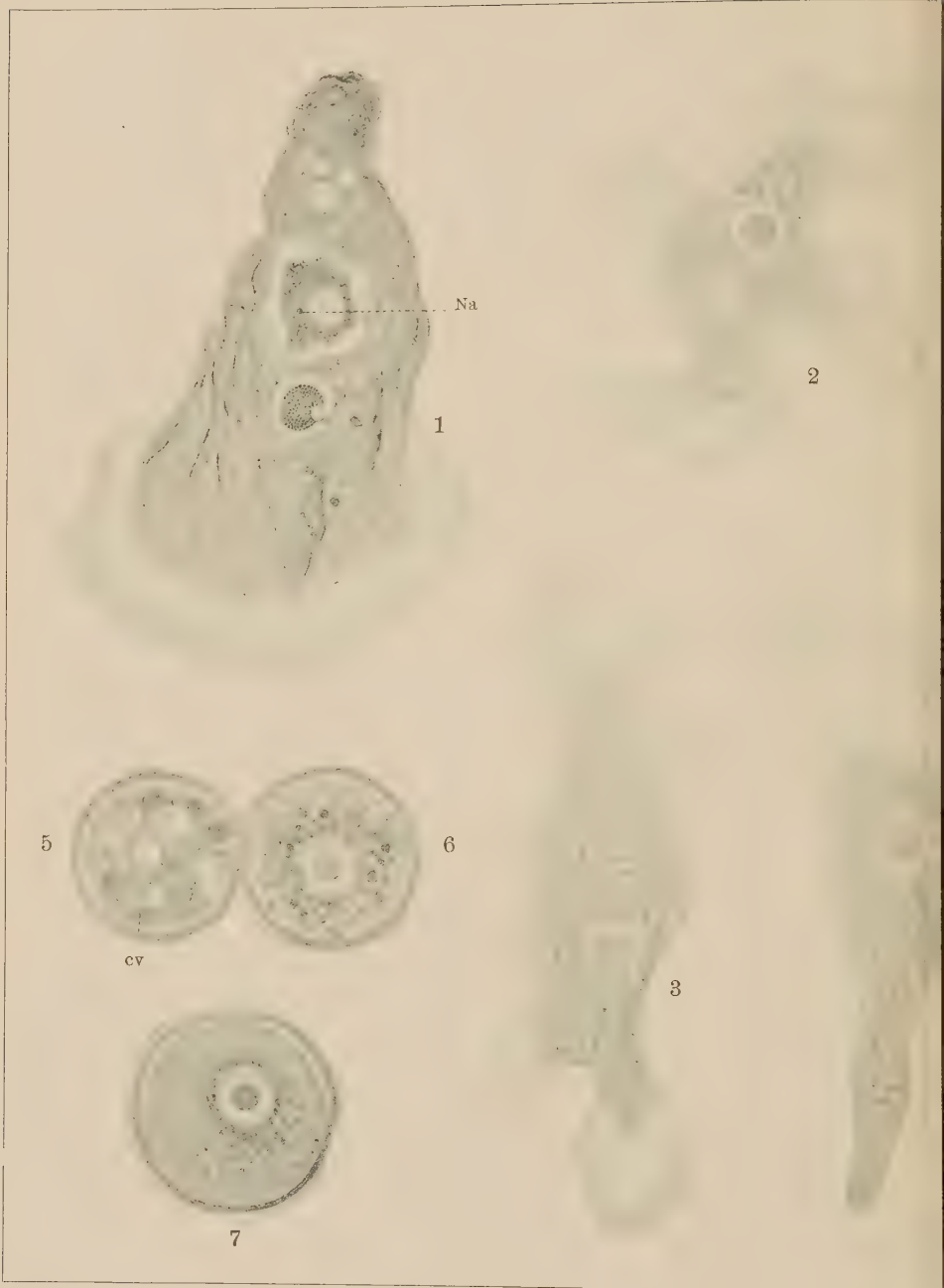


Fig. 25.

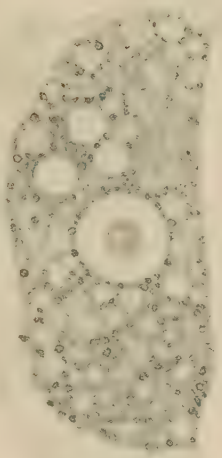
Lith Anst v F. Wesser, Jena

Fischer in Jena.



Hans Gläser gez.

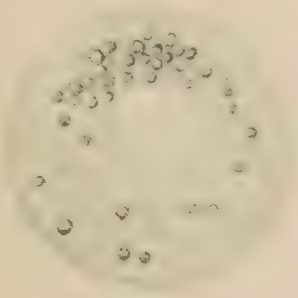
Verlag von Gus



8

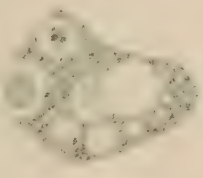
11

12



9

13

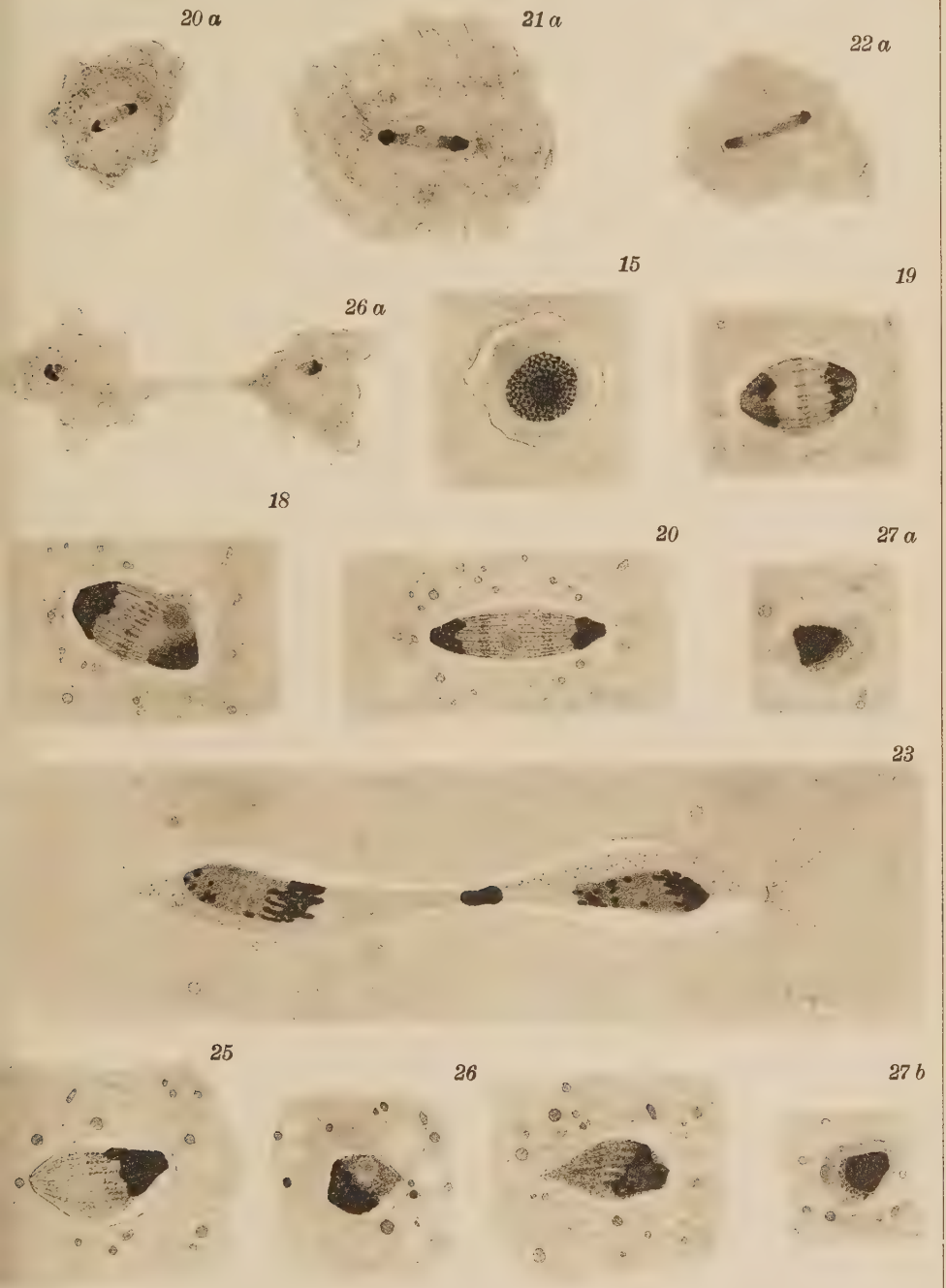


10

J. B. Obernetter, München, reprod.

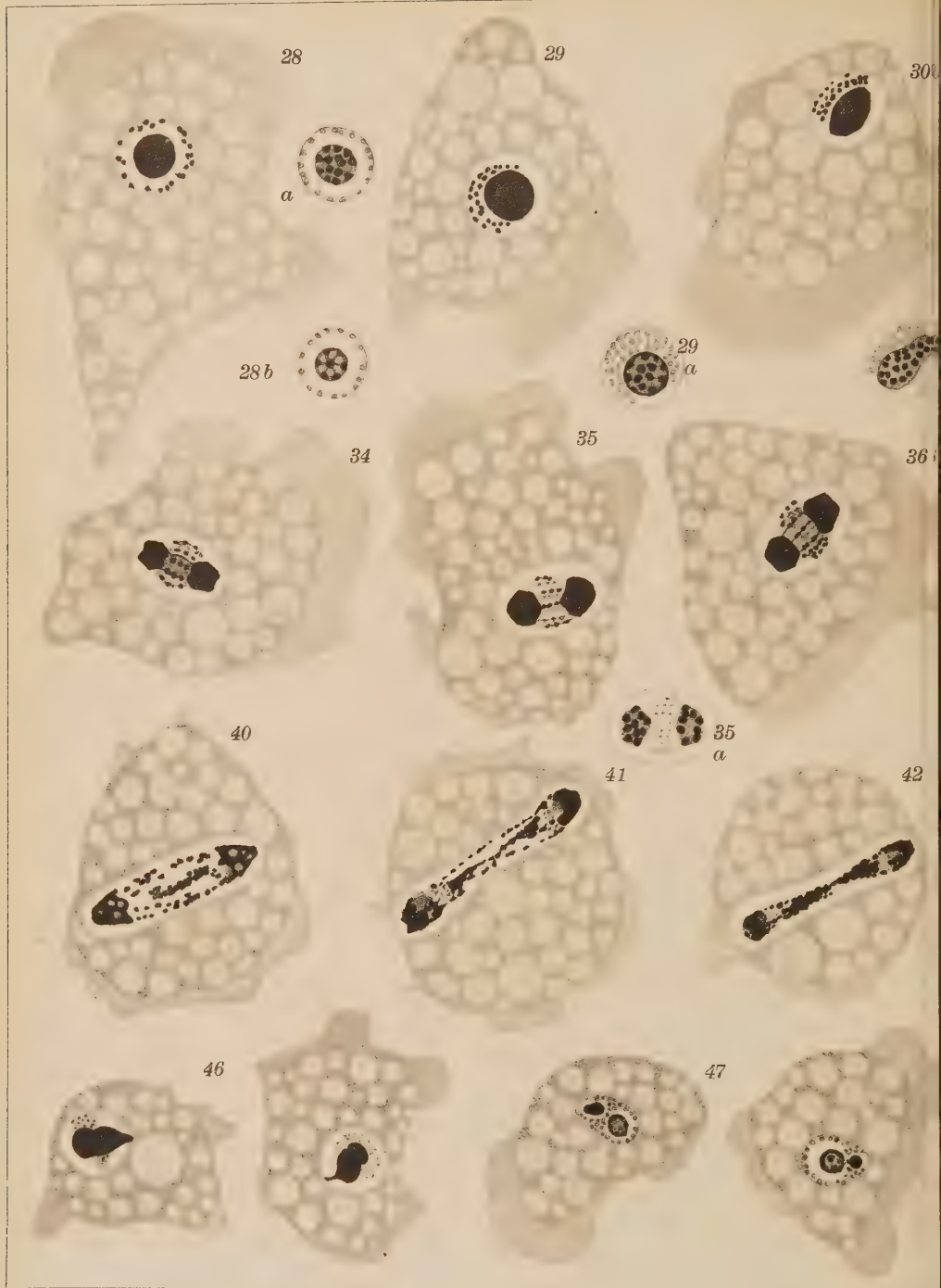
Fischer in Jena.

Hans Gläser gez.



J. B. Obernetter, München, reprod.

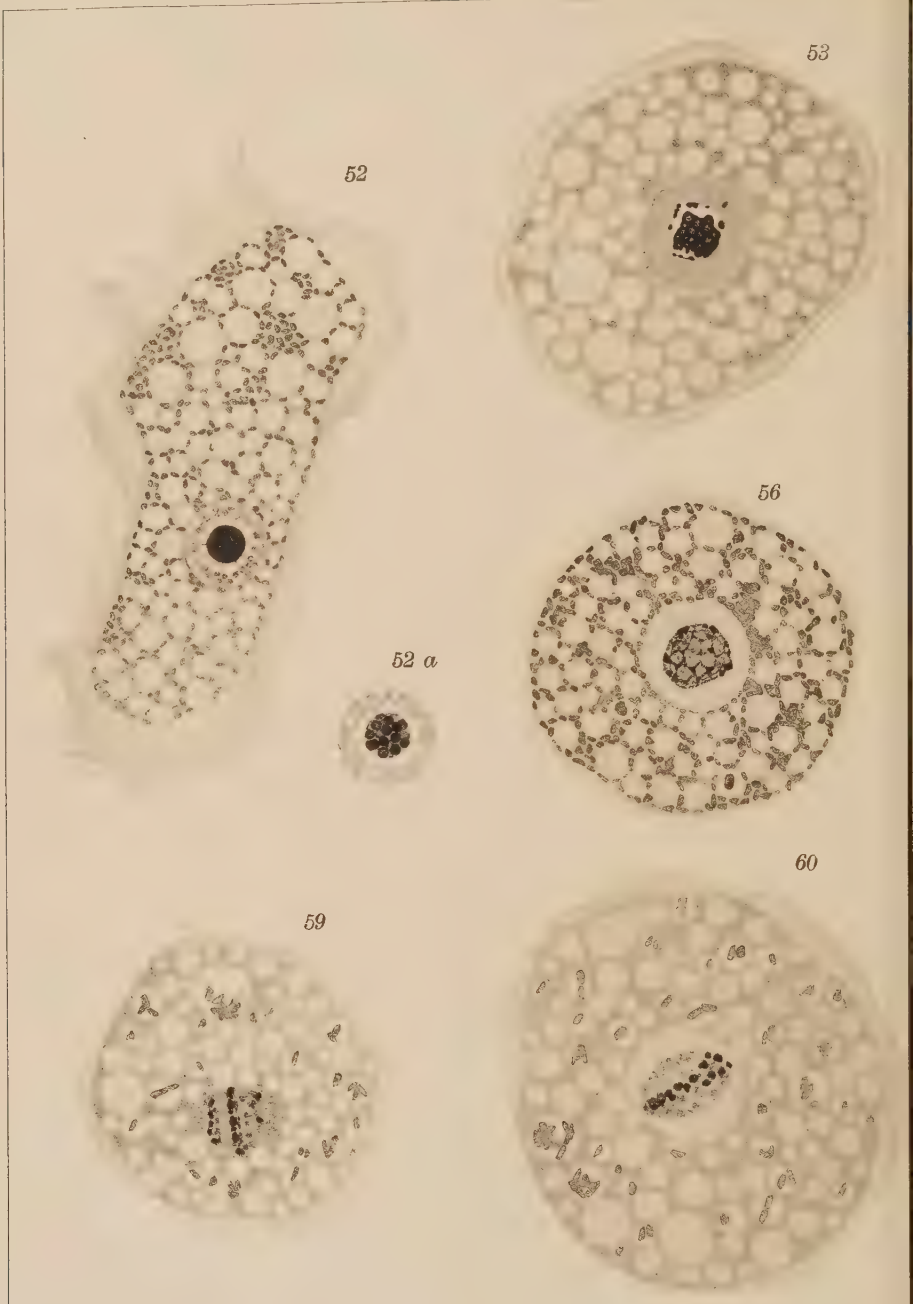
Fischer, Jena.



Hans Gläser gez.

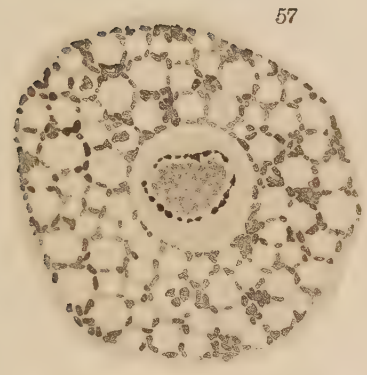
Verlag von Gusta

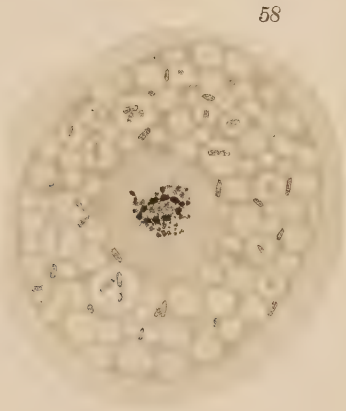
J. B. Obernetter, München, reprod.



Hans Gläser gez.

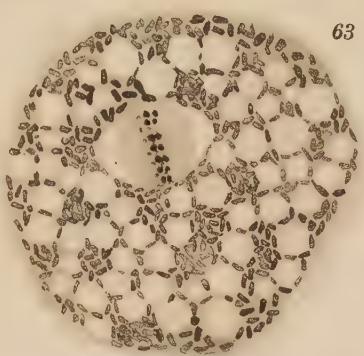
Verlag von G

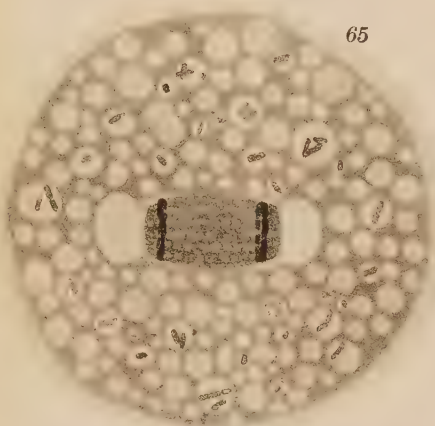


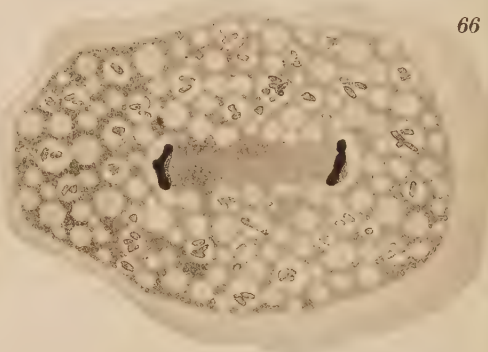


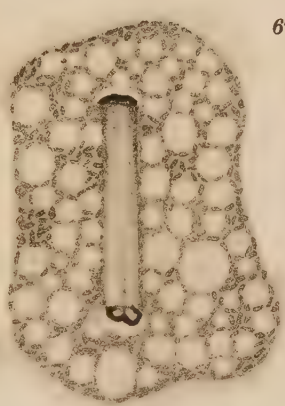
J. B. Obernetter, München, reprod.

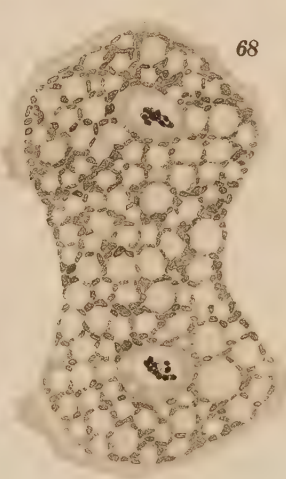
Fischer, Jena.

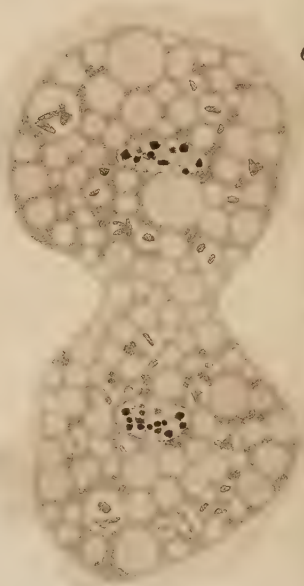




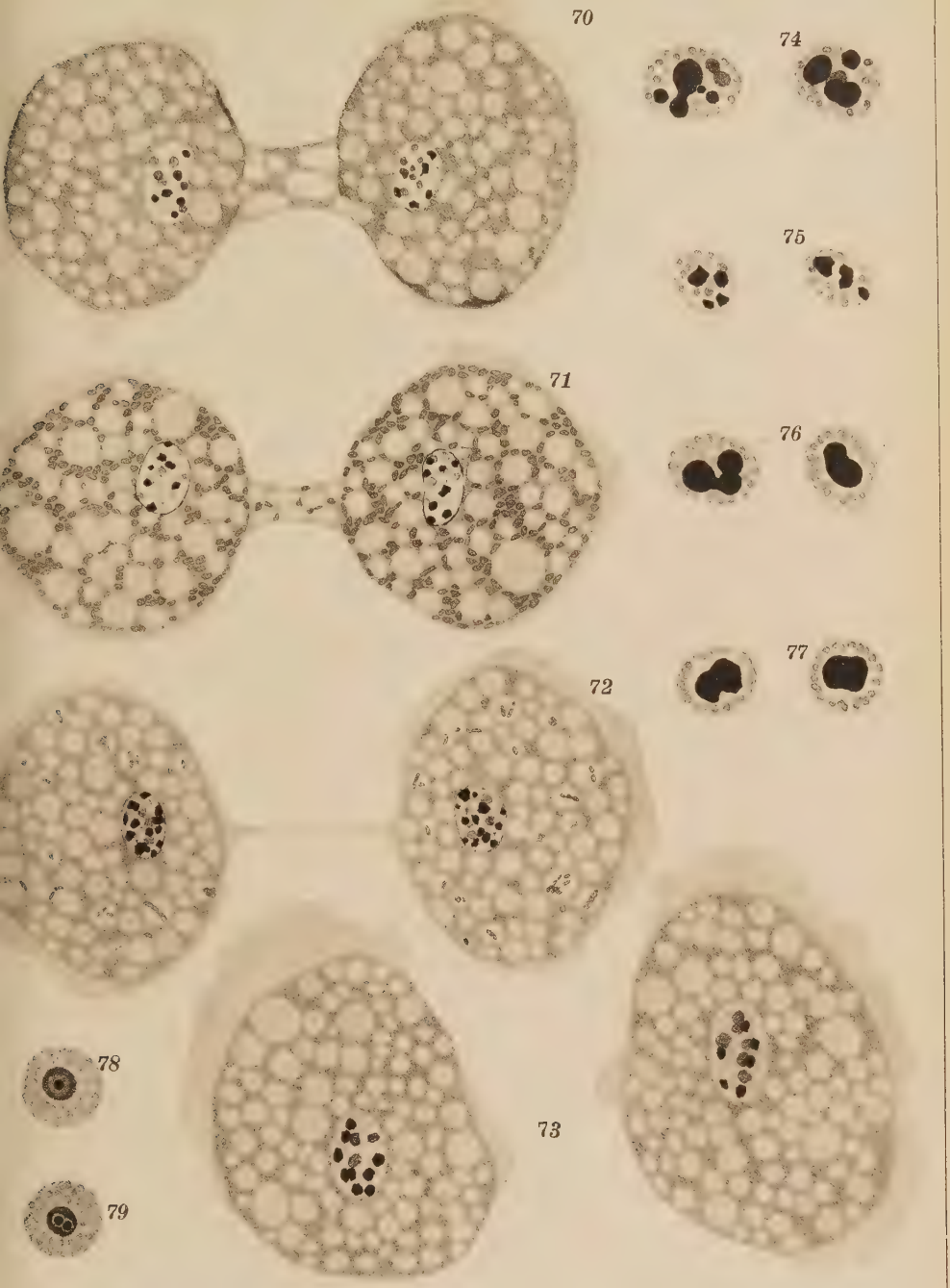






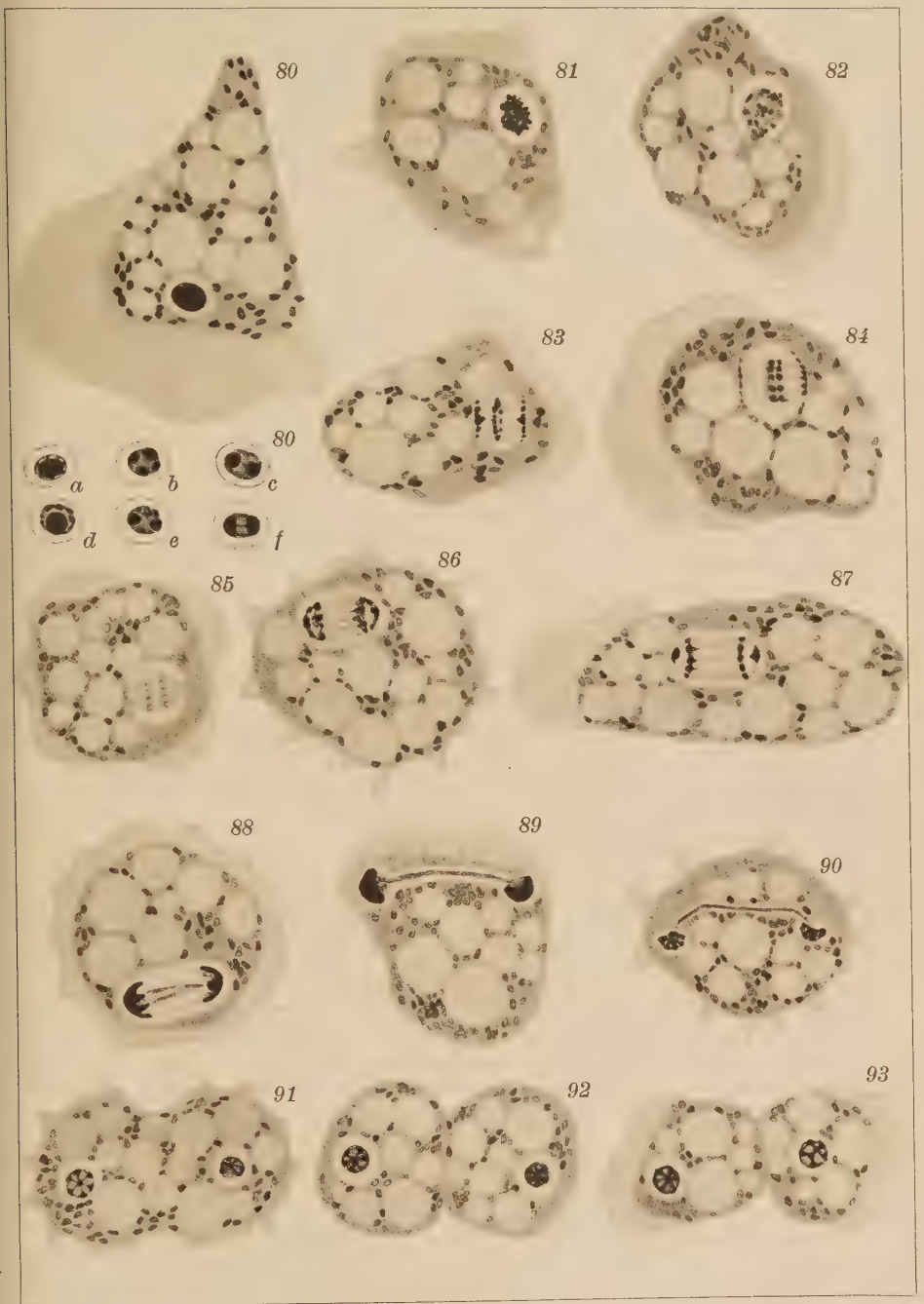


Hans Gläser gez.



J. B. Obernetter, München, reprod.

Fischer, Jena.



Hans Gläser gez.

J. B. Obernetter, München, reprod.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem botanischen Institut der Prager deutschen Universität.)

Über Rhizopoden- und Palmellastadien bei Flagellaten (Chrysomonaden),

nebst einer Übersicht über die braunen Flagellaten.

Von

A. Pascher.

(Mit Tafel 9 und 7 Textfiguren.)

Die vorliegende Arbeit stellt ein Teilergebnis größerer Studien über die Mikroflora unserer Gewässer dar, die ich, durch Subventionen von seiten der „Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen“ unterstützt, seit Jahren betreibe und deren Ergebnisse teilweise auch anderweit veröffentlicht wurden.

Inhaltsübersicht.

Seite

1. Rhizopodenstadien und Palmellen bei Chrysomonaden 154
   Die Schwärmer von *Synura* 156
   Die Rhizopodenstadien von *Synura* 158
   Andere rhizopodiale Chrysomonaden 162
   Die Palmellastadien von *Synura* 171
   Andere Palmellastadien bei den Chrysomonaden 174
   Die Analogie der *Synura*-Vermehrung zur Chlamydomonadenteilung . 176
   Zusammenfassung 177
2. Übersicht über die braunen Flagellaten 179
   A. Die Chrysomonaden 181
      Über das Geißelsystem 181

Seite
Die beweglichen Formen 186
Flagellaten 186
Rhizopoden 188
Blaue und apochromatische Formen 189
Die palmelloiden Chrysomonaden 190
Die Silicoflagellaten und die Coccolithophoroiden 193
B. Die Phaeochrysidales — Cryptomonadinen 194
Die beweglichen Formen 194
Die palmelloiden Formen 196
Übersichtstabelle 198
Literaturverzeichnis 199
Tafelerklärung 200

1. Rhizopodenstadien und Palmellen bei Chrysomonaden.

In den letzten Maitagen dieses Jahres ging in einem Bassin des botanischen Gartens der Prager deutschen Universität massenhaft *Synura* auf, so daß geschöpfte Proben wie mit braunen Schleierchen erfüllt waren. Es war vorherrschend *Synura uvella*, die hier und da Anklänge an *Synura reticulata* zeigte.

Neben der gewöhnlichen Ausbildung als freibewegliche Kolonie fanden sich auch Entwicklungsstadien, die bis jetzt für die Chrysomonaden noch wenig bekannt oder unbekannt waren.

Synura besitzt im ausgebildeten Zustande Zellen mit deutlicher, oft derber Hülle, die verkehrt eiförmig sich basal verschmälern und hier etwas ausgezogen sind. Mit diesen verschmälerten Basalenden (und durch Gallerte) hängen zentral die Einzelindividuen beisammen, wobei sie im allgemeinen radiär angeordnet sind (Textfig. 1).

Die Struktur der Hülle ist noch nicht genau bekannt. Außen ist sie meist deutlich skulpturiert derart, daß entweder kleine Warzchen, die durch feine Leisten miteinander verbunden sind, aufsitzen, oder daß sie mit längeren Borsten besetzt ist; im letzteren Falle fehlen die verbindenden Netzleisten meistens.

Der Protoplast, der hier und da aber selten Formveränderungen innerhalb der Hülle ausführt (ähnlich wie es, aber viel energischer, bei *Trachelomonas* der Fall ist) hat zwei seitlich stehende Chromatophoren, vorn zwei gleich lange, ziemlich derbe Geißeln. Meist sind basal zwei bis drei pulsierende Vacuolen zu sehen; die vordere Apicalblase wird oft verdeckt (fehlt übrigens auch anscheinend öfters) und ist leicht zu übersehen. Das Assimilat findet sich in Form kleiner

Kügelchen, hier und da auch in Form glänzender Ballen. Es ist der Hauptsache nach Leukosin.[1])

Schon Klebs (5, 401) hat in seinen Flagellatenstudien angegeben, daß der Protoplast hier und da aus seiner Hülle austritt und als „nackte Zelle" frei herumschwärmt.

Dieses Ausschwärmen der Protoplasten ereignete sich im vorliegenden Fall ungemein häufig. Kolonien, deren Einzelindividuen im Ausschwärmen begriffen waren, bewegten sich gewöhnlich viel langsamer, standen oft überhaupt still. Dann schoben sich aus der vorderen Periplastenöffnung vereinzelte zarte hyaline Pseudopodien, die mannigfach ein- und ausgezogen wurden. Diese Lappen vergrößerten sich, die vordere Öffnung erweiterte sich durch unregelmäßiges Einreißen, schließlich trat der Inhalt heraus, zeigte noch einige ruckartige Formveränderungen, um sich schließlich als Schwärmer davon zu bewegen.

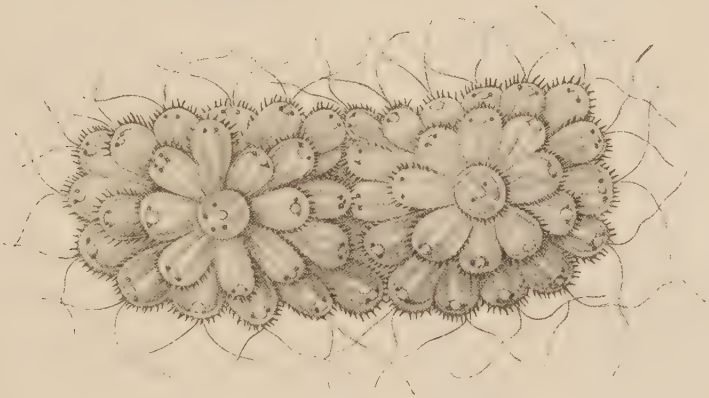


Fig. 1.
Synura uvella, eine große cylindrische Kolonie, im Begriffe sich in zwei Kolonien zu teilen (nach Stein).

Beim Austreiben der Schwärmer scheinen der Hauptsache nach rasch verquellende innere Schichten der Hülle eine Rolle zu spielen, ähnlich wie es Berthold in den schönen Figuren in Oltmann's Algenbuche (10, II., 35) wiedergibt und es auch Walz (31) und ich (Pascher, 14) für verschiedene Grünalgen angegeben haben. Die eigene amöboide Bewegung des Protoplasten spielt aber gewiß auch eine Rolle. Im allgemeinen erfolgt aber die Entleerung doch mehr

[1]) In einzelnen Fällen kamen auch diesmal, wie bereits mehrfach früher, feste Assimilate zur Beobachtung, kleine Scheibchen, die mit Jod rotviolette Färbung ergaben.

passiv, sie geht auch nicht immer so schadlos für den Schwärmer ab, dem hier und da einzelne Plasmaportionen einfach abgezwickt werden.

Die Schwärmer von *Synura*.

Die Schwärmer selber waren ellipsoidisch-kuglig bis eiförmig und zeigten deutliche Formveränderungen. Die beiden Chromatophoren wurden hierbei nicht selten mehr verbogen. Der Kern war gewöhnlich kaum zu bemerken, dagegen deutlich erkennbar die Vacuolen, von denen oft nur zwei vorn unter der Geißelinsertion zu sehen waren. In einzelnen Fällen waren es aber auch 4—5. Assimilate fanden sich meist reichlich. Die beiden Geißeln, dieselben die der Protoplast auch in der Hülle besaß, waren $1^1/_2$mal so lang als der Schwärmer. Die Bewegung war hastig, relativ rasch mit ständiger Rotation verbunden, wobei die Chromatophoren oft prachtvoll aufglänzten. Augenflecke konnte ich nicht beobachten.

Diese durch Ausschlüpfen aus der Hülle entstandenen Schwärmer zeigen aber auch eine etwas andere Organisation als der Protoplast, der innerhalb der Hülle lebt. Es scheint, als ob die Schwärmer nicht bloß den Periplasten abstießen, sondern auch eine Vereinfachung des Vacuolensystems erführen.

Das Vacuolensystem von *Synura* ist noch nicht genügend geklärt. Es sind mehrere kontraktile Vacuolen vorhanden, von denen gewöhnlich zwei bis drei basal gelagert sind. Diese basalen Vacuolen sind besonders deutlich bei *Synura uvella*. Neben diesen basalen Vacuolen finden sich aber noch kleine häufig am Apicalende, wo sie vielleicht in eine, in ihrer Größe ungemein schwankenden Apicalblase einmünden. Die nackten Schwärmer zeigen nun diese Apicalblase nicht, sie verschwindet völlig, — ich konnte sie an keinem einzigen Schwärmer bemerken, ebenso vermochte ich nicht immer die kleineren apicalen Vacuolen wiederzufinden. Was übrig blieb an Vacuolen, das war das Paar an der Basis, und auch diese behielten ihre Lage hierbei nicht ganz, sondern waren bei einzelnen Schwärmern verschieden gelagert, in einzelnen Fällen direkt an die Geißelbasis gerückt.

Wir stehen demnach hier vor der interessanten Tatsache, daß die Schwärmerbildung nicht bloß mit Abstoßen der alten Periplasten verbunden ist, sondern daß hier auch Vereinfachungen der Organisation auftreten. Der Protoplast der Schwärmer behält nicht die komplizierte Organisation bei, die er im vollständig entwickelten Zustande zeigt, sondern er geht auf einfachere Stufen zurück; auf

Stadien niedriger Organisation, die für andere Gattungen den endgültigen Entwicklungszustand darstellen, hier aber nur eine Etappe bedeuten, die nicht einmal immer, sondern nur gelegentlich durchlaufen wird.

Nun stehen wir in der Entwicklung der Flagellaten vor einer interessanten Tatsache. Niederen einfach organisierten Formen, Formen mit zartem Periplast (oft fehlt wohl dieser), einfachster Vacuolenorganisation (ein oder zwei kontraktile Vacuolen), und einfachem Kerne, — stehen als Abschluß derselben Reihe gegenüber Formen mit deutlichen, hüllenartigen Periplasten, mit den mannigfachsten sekundären Spezifikationen, Formen mit einem oft ungemein komplizierten Pusulensystem, Formen mit Sammelblasen und verschiedenartig angeordneten, pulsierenden Zuleitungsvacuolen, Formen mit oft hoch kompliziertem Kernbaue. Ich habe dies ausführlich in meiner Arbeit über die Crysomonaden des Hirschberger Großteiches (Pascher 19, 3—7) erwähnt und diese Tatsache sogar für die einzelnen Chrysomonadenfamilien nachgewiesen. So beginnt die Reihe der Chromulinales (der Chrysomonaden mit einer Geißel) mit denkbar einfachen Arten (einzelne Arten von *Chromulina*, *Chrysapsis*), — und diesen gegenüber stehen als entwickeltste Endglieder Formen von oft bedeutender Größe (— $^1/_{10}$ — mm), mit derbem Periplasten, komplizierten Pusulensystemen und hochorganisiertem Kerne, *Mallomonas*, *Microglena*. Die Isochrysidalen (die Chrysomonaden mit zwei gleichlangen Geißeln) schließen mit der komplizierten *Hymenomonas*. Den niederen Cryptomonaden wie *Crystochrysis*, *Chrysidella*, *Chroomonas* mit ihrer Furche, steht gegenüber *Cryptomonas*, *Chilomonas*, *Cyathomonas*, Formen mit Periplast, komplizierten Schlünden und Kernen. Ebenso stellen die Euglenaceen den völlig konvergenten Abschluß gleicher Organisationshöhe irgendeiner Flagellatenreihe dar, deren primitive Anfangsglieder vielleicht bereits längst verschwunden sind.

Nun besitzen die einzelnen entwickelten Individuen von *Synura* eine Organisation, völlig analog der, die wir als charakteristisch für die derzeitigen hochentwickelten Abschlußformen der einzelnen Reihen kennen gelernt haben. Und nur die völlig entwickelten Individuen zeigen diese Organisation, die Schwärmer sind vereinfacht, — sie kehren, ich möchte sagen, zur Anfangsorganisation zurück. —

Und nun ergibt sich noch eine interessante Tatsache, wir kennen noch eine Chrysomonadengattung, die fast völlig wie *Synura* in bezug auf die Kolonie gebaut ist: *Syncrypta*. Ebenfalls kuglige Kolonien radiär angeordneter, zentral miteinander zusammenhängender Indi-

viduen, die nach außen hin mit einer strukturierten Gallertschicht überdeckt sind; eine der Volvocaceengattung *Pandorina* in bezug auf Koloniebildung völlig konvergente Gattung. Und nun besitzt diese Gattung *Syncrypta* Einzelindividuen, die fast völlig mit den Schwärmern von *Synura* übereinstimmen: Monaden mit recht zarten Periplasten, zwei wandständigen Chromatophoren, zwei gleichlangen Geißeln und einem einfachen aus zwei kontraktilen Bläschen bestehenden, apical gelagerten Vacuolensystem.

Syncrypta und *Synura* gehören beide derselben Gruppe an, beide haben dieselbe Koloniebildung, erstere aber hat diese Koloniebildung in der ersten Entwicklungsetappe ohne Periplast durchgeführt, — letztere durchlief zuerst die Individualentwicklung, bildete Periplast, Vacuolensystem und den Kern aus, — und dann erfolgte allem Anscheine erst die Koloniebildung, — aber bei der Schwärmerbildung erweist sich so recht deutlich Periplast und Vacuolensystem als Sekundäres, Erworbenes, die Schwärmer schlagen auf die tiefere Entwicklungsetappe zurück.

Die Rhizopodenstadien von *Synura*.

Nun kamen aber im selben Materiale merkwürdigerweise auch braungefärbte Amöben vor, die mit sehr ungleichartigen Pseudopodien langsam herum krochen und noch viel leichter zugrunde gingen als die ohnehin schon ungemein labilen Schwärmer. Jede Amöbe besaß zwei unregelmäßig verbogene Chromatophoren, die sich oft merkwürdig übereinander schoben und zwei in ihrer Lage recht inkonstante kontraktile Vacuolen. Der Kern war in einigen Fällen deutlich zu sehen.

Diese Amöben erinnerten lebhaft an jene amöboiden Stadien, die ich seinerzeit (Pascher **14**) an einer relativ hochstehenden Grünalge (einer *Aphaenochaete*-artigen Chaetophoracee) beobachtete. Bei dieser Grünalge traten nämlich in vereinzelten Fällen aus den Zellen nicht Schwärmer heraus, sondern der Protoplast schlüpfte aus der Zellhaut heraus und kroch mittels plumper Pseudopodien langsam herum. Jede Amöbe hatte einen schön grünen, mehr minder muldenförmigen Chromatophoren, die beiden usuellen Vacuolen und auch das rote Stigma der Schwärmer. An diese amöboiden Stadien der Grünalge erinnerte insbesondere der Besitz der beiden differenzierten braunen Chromatophoren (Textfig. 2).

Da *Synura* der einzige braune Organismus war, der sich in dem untersuchten Materiale befand, hatte die Annahme etwas für

sich, daß zwischen den reich auftretenden Synuraschwärmern und diesen inbesondere in ihren Chromatophoren so übereinstimmenden Amöben irgendeine Beziehung bestünde.

Nach langem Suchen gelang es auch den Zusammenhang mit *Synura* direkt zu beobachten. Solche Rhizopodenstadien entstanden bei *Synura* auf zweierlei Weise. Beide Zusammenhänge konnten direkt beobachtet werden; in einem Falle wurde aus dem bereits beweglichen Schwärmer eine Amöbe, im zweiten Fall trat der Inhalt aus der Hülle nicht mehr in Form eines Schwärmers, sondern in Form einer Amöbe aus.

Ich wende mich zunächst dem letzteren Falle zu. Schon bei der Beschreibung des Austretens der Schwärmer wurde erwähnt, daß dem Austreten des Schwärmers ein Austreten hyalinen Plasmas aus dem Apicalende der Hülle vorausgehe. Es macht den Eindruck,

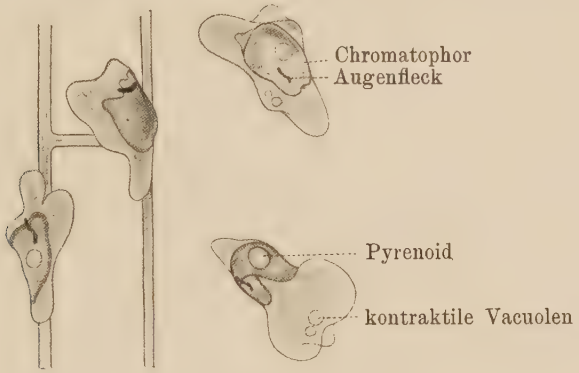


Fig. 2.
Amöboide Stadien bei einer höheren aphanochäteähnlichen Grünalge, entstanden dadurch, daß der ausgetretene Schwärmer teils sich in eine Amöbe „umwandelt", oder daß der Zellinhalt direkt als Amöbe auftritt (nach Pascher).

als würden einzelne plumpe Pseudopodien hervorgestreckt. Während aber in diesem Falle die Geißeln erhalten blieben und das Ganze als Schwärmer austrat, wurden die Geißeln auf eine Weise, die noch später besprochen wird „eingezogen". Die Hülle riß unregelmäßig, oft klaffend auf und der Protoplast schob sich mühselig, das Durchtreten der konsistenteren Chromatophoren schien besonders Mühe zu machen, aus der vorderen Öffnung unter beständigem Einziehen und Ausstrecken von Pseudopodien heraus. Einigemale war dieser Austritt nur sehr schwierig zu bewerkstelligen, in einzelnen zurückgebliebenen Hüllen fanden sich abgerissene Stückchen des Plasmas, ja einmal ein abgezwickter Chromatophor.

Manchmal scheint es überhaupt zu keiner völligen Ablösung zu kommen. So fiel mir ein derartiges braunes Amöbenstadium auf, das sich allem Anscheine nach beim Austritte aus der Hülle in einen Riß derselben eingeklemmt hatte, und nun mit der stacheligen Hülle, die ihr wie ein Mützchen aufsaß, am Rücken herumkroch und lebhaft an beschalte Rhizopoden oder an eine kleine Schnecke mit ihrem Häuschen erinnerte.

In diesen Fällen wurden frei bewegliche Schwärmer überhaupt nicht mehr gebildet, aus dem Periplasten schlüpften gleich die „Amöben".

Dieses Extrem wird aber mit der normalen Schwärmerbildung dadurch verbunden, daß einzelne Schwärmer nach einer gewissen Dauer der Bewegung ins Amöbenstadium eingehen.[1]) Auch dieser Übergang aus dem Schwärmer ins Amöbenstadium konnte wiederholt beobachtet werden; hierbei konnte schon der Vorgang der „Einziehung" der Geißel studiert werden.

Schwärmer, die sich in Amöben umwandeln, fallen meist schon durch die größere Veränderlichkeit ihrer Protoplasten auf, insbesondere das Randplasma ist mehr in fließendem Zustande, bildet hier und da kleine Pseudopodien und Fortsätze, die relativ rasch wechseln, aus. — Dann beginnt eine charakteristische Veränderung an den Geißeln. Die diesbezüglichen Beobachtungen decken sich fast völlig mit denen, die Steuer (29, 132) an *Eutreptia* machte, und Klara Hamburger (4) an den Geißeln von Euglenen, die langsam eingetrocknet wurden, wiederfand.

Die Geißeln waren plötzlich nicht mehr (scheinbar) homogen, es kam zur Bildung kleiner Bläschen. Diese Bläschen waren aber nicht bloß in der Einzahl und am distalen Ende der Geißel, oder zu zweien an den beiden Enden, wie in den von den beiden genannten Autoren beobachteten Fällen, sondern die Geißel quoll plötzlich an mehreren Stellen auf, so daß eine ganze Perlenschnur meist einseitig ansitzender Bläschen der Geißel ansaßen, von denen allerdings die an den beiden Enden der Geißel etwas größer waren.[2])

---

[1]) Dasselbe war auch der Fall bei den von mir beobachteten Amöbenstadien der aphanochaeteartigen Grünalge.

[2]) Damit deckt sich auch die Beobachtung Penard's, der an *Multicilia* sah, „daß sich die Geißeln plötzlich in einen sehr dünnen Faden verwandelten, der in seiner ganzen Länge nach von kleinen Tröpfchen besetzt war, ähnlich den Granulationen an den Achsenfäden der Heliozoen" (zitiert nach Kl. Hamburger). Inwieweit diese Einschmelzungsvorgänge mit der Differenzierung der Geißel in einen Achsenfaden und in einen Plasmasaum in Zusammenhang stehen, vermag ich nicht zu beurteilen, sicherlich sprechen derartige Vorgänge für eine solche.

Neben diesen Bläschen war deutlich der massivere Strang der Geißel zu beobachten. Dann begannen sich die Bläschen zu vereinigen, einzelne wurden durch das Zusammenfließen mehrerer größer, bei diesem Zusammenfließen verkürzte sich die Geißel sie schmolz förmlich in die Bläschen hinein, das obere Ende der Geißel, wurde, wie es auch Hamburger deutlich wiedergibt, spiralig in das apicale Bläschen eingerollt [1]) und hier allem Anscheine nach aufgelöst; auch die interkalaren Bläschen, zeigten deutliche fädige Partien, die scheinbar von dem Zentralstrange der Geißel abgelöst wurden. Die Bläschen vereinigten sich immer mehr. Das distale und proximale Tröpfchen vergrößerte sich immer mehr, die Geißel wurde immer mehr verkürzt, schließlich waren alle kleinen interkalaren Tröpfchen entweder in das herabgleitende End- oder in das Basaltröpfchen aufgenommen, schließlich berührten sich auch diese beiden und flossen ineinander über, so daß über den Schwärmer nur mehr zwei benachbarte Bläschen emporragten, die die Geißelstummel noch deutlich erkennen ließen; dann verschwanden auch diese Stummel, die nun scheinbar ziemlich homogenen Tröpfchen wurden dann in den inzwischen völlig amöboid gewordenen Protoplasten aufgenommen und waren dann noch deutlich erkennbar; änderten dann auch ihre relative Lage im Protoplasten trotz der immer zunehmenden strömenden Bewegung und der lebhaften Pseudopodienbildung nicht.

Damit hatte sich der Schwärmer in eine „Amöbe“ umgewandelt.

Diese Amöbenstadien verhielten sich größtenteils wie „wirkliche“ Amöben, mittels plumper Pseudopodien krochen sie langsam herum, auf jähen Lichtwechsel und grelles Licht reagierten sie in der üblichen Weise. Mit der Zeit trat aber an vielen von ihnen eine Veränderung ein. Die amöboide Bewegung erlahmte, die Pseudopodien wurden immer weniger plump, sie wurden spitzer, zarter, aus den Enden stärkerer Pseudopodien sproßten oft in der Mehrzahl feine Plasmastränge heraus, die sich rasch verlängerten, sich mehrmals, oft reichlich verzweigten, an anderen Stellen anastomisierten, — kurz zu typischen Rhizopodien wurden.[2]) Diese Rhizopodien waren oft reichlich entwickelt, erstreckten sich über weite Flächen, und wichen in ihrer Anordnung und Gruppierung durch nichts von den

[1]) Auch die von Hamburger an *Euglena* gemachten Beobachtungen der Einrollung der Geißel und der Tröpfchenbildung sind wahrscheinlich so aufzufassen. Denn auch *Euglena* „zieht“ die Geißel bei der Cystenbildung meistens ein.

[2]) Daß hieran nicht bloß die zufälligen Verhältnisse während der Beobachtung Schuld hatten, geht vielleicht daraus hervor, daß einzelne Fänge aus dem erwähnten großen Bassin oft massenhaft schwebende *Synura*-Rhizopoden lieferten.

Rhizopodien „echter“ Rhizopoden (bei den schalentragenden Formen) ab. Die Rhizopodien zeigten deutliche Körnchenstruktur, an einzelnen konnte ich sogar Körnchenströmung beobachten. Ob mittels dieser Rhizopodiensysteme animalische Ernährung durch direkte Aufnahme fester organischer Körper stattfinden könne, vermochte ich nicht sicher zu ermitteln, es erscheint mir aber in Analogie zu den gleich näher zu besprechenden anderen rhizopodialen Stadien anderer Chrysomonaden als sehr wahrscheinlich.

Diese Ausbildung zu rhizopodenartigen Formen fand nicht bei allen Amöbenstadien statt; die Umwandlung aber konnte bei vielen direkt und kontinuierlich beobachtet werden. Jedenfalls scheint sie durch die äußeren Reize veranlaßt zu werden; daß nicht alle Amöben in gleicher Weise reagierten, hängt vielleicht mit der ungleichen Reaktionsfähigkeit der einzelnen Amöbenstadien, die wieder in verschiedenen Ursachen begründet sein mag, zusammen.

Andere rhizopodiale Chrysomonaden.

Derartige amöboide Formen sind bei Chrysomonaden bereits länger bekannt und mit „rhizopodialen“ Gattungen und Arten haben uns in letzter Zeit die Arbeiten Scherffel's und Lauterborn's bekannt gemacht. Die am längsten bekannte Form amöboiden resp. rhizopodoiden Charakters ist die von Klebs (5, 406) beschriebene Gattung *Chrysamoeba*, die von Scherffel (25) seinerzeit nachuntersucht wurde, wobei es mir allerdings sehr wahrscheinlich erscheint, daß die beiden Forschern vorgelegenen Formen miteinander nicht identisch sind. *Chrysamoeba* tritt sowohl im Flagellatenstadium wie im „Rhizopoden“stadium auf, kann von einem in das andere übergehen. *Chrysamoeba* wird von Scherffel insbesondere wegen ihres Rhizopodenstadiums als primitiv angesprochen, er hält *Chrysamoeba* eben wegen des Wechsels für eine der ursprünglichsten Chrysomonaden. Gegen diese Auffassung hat sich bereits Senn ausgesprochen, auch ich schloß mich seiner Auffassung an. Daß die Rhizopodenstadien als solche nicht als ursprünglich primitiv aufgefaßt werden dürfen, das bezeugt schlagend das Auftreten amöboider und rhizopodialer Stadien bei einer so hochentwickelten Chrysomonade wie *Synura*. Und auch *Chrysamoeba* scheint eine höhere Organisation zu besitzen, es wird für sie eine vordere apicale Blase angegeben, eine Organisation, die, wie ich früher auseinandergesetzt habe, nur für abgeleitete Flagellatenformen charakteristisch wird. Ich möchte daher nach wie vor, immer vorausgesetzt, daß die Scherffel'sche

Chrysamoeba mit der Klebs'schen identisch ist, *Chrysamoeba* nicht für eine ursprüngliche, primitive, sondern eine vielmehr sekundär amöboid gewordene Chrysomonade halten.

Daß ein solches „Zurückschlagen“ [1]) sogar bei hochdifferenzierten Flagellatenformen mit differenziertem Periplasten, kompliziertem Vacuolensystem möglich ist, das zeigen uns eben unvergleichlich schön die Beobachtungen an *Synura*.

In einer jüngst erschienenen, wegen ihres überreichen Tatsachenmaterials wertvollen Arbeit zeigt Scherffel (24), daß amöboide Chrysomonaden häufiger seien. Er fand nicht nur vereinzelte, sondern auch Haufen und Gallertklumpen bildende Chrysomonaden rhizopodialen Charakters. Einzelne von diesen bringt er (wohl mit Recht) in ontogenetischen Zusammenhang mit aufgefundenen Chromulinen und *Ochromonas*-Arten. Scherffel (24, 307) glückte es ferner, auch eine bereits von Stein entdeckte, doch nicht richtig gedeutete Chrysomonade wiederzufinden, die er *Chrysostephanosphaera* nennt, und die interessanterweise kranzförmige Kolonien bestimmter Konfiguration einer rhizopodialen Chrysomonade darstellt. Scherffel zeigte ferner, und fast gleichzeitig mit ihm Lauterborn, daß die zerfaserte Geißel von *Chrysopyxis bipes* ebenfalls ein Rhizopodiensystem sei, das durch die Gehäusemündung herausgestreckt wird.

Scherffel wertet nun den Besitz von Rhizopodien systematisch ungemein hoch. Ihm erscheinen Formen mit Rhizopodien als ursprünglich, primitiv. Ihm scheint der gemeinsame Besitz von Rhizopodien für eine nähere Verwandtschaft zu sprechen. So will er z.. B. die in ihrem Gehäuse ungemein übereinstimmenden beiden Arten *Chrysopyxis bipes* und *Ch. cyathus* voneinander trennen, weil erstere durch die Geißelöffnung ein Rhizopodiensystem streckt, letztere aber statt dessen eine Geißel besitzt, die erstere zurückgebildet hat. Erstere erscheint ihm trotz des Gehäuses viel näher mit *Chrysamoeba* und *Chrysostephanosphaera* verwandt zu sein als letztere.

---

[1]) Das Wort „Zurückschlagen“ ist ein bloßes Zugeständnis an die früher allgemein herrschende Auffassung, der Amöbencharakter sei unter allen Umständen primär und ursprünglich. Ich weiß zu gut (ich verweise auf meine Zusammenstellung amöboider Stadien bei höheren Algen und Pilzen in meiner vorhin zitierten Arbeit), daß das Häuflein „echter“ Amöben immer mehr zusammenschmilzt und sich immer wieder „echte“ Amöben, als vorübergehende, oft mehr oder minder dominierende, oft auch abschließende Stadien verschiedener Flagellaten entpuppen. Ob all die „echten“ Amöben auf diese Weise phylogenetisch und ontogenetisch mit den Flagellaten in Beziehung zu bringen sind, ist nicht unwahrscheinlich und fast scheint mir, als wären alle Rhizopoden Flagellatenabkömmlinge.

Ich kann dieser Einwertung rhizopodialer Stadien für die Einordnung der einzelnen Formen nicht folgen. Es scheint mir viel wahrscheinlicher zu sein, daß die Fähigkeit, rhizopodiale Stadien zu bilden, bei den Chrysomonaden eine relativ allgemeine ist. Bei einzelnen Chrysomonadengattungen und -arten treten derlei Rhizopodenstadien nur fakultativ, vielleicht unter bestimmten äußeren Faktoren, vorübergehend auf, dann werden wieder Flagellatenstadien gebildet. Das ist ja bei der Klebs'schen *Chrysamoeba* der Fall. Bei einzelnen Chrysomonaden können diese rhizopodialen Stadien längere Dauer besitzen, im großen ganzen aber doch nur den Charakter des Vorübergehenden besitzen, das scheint mir bei den von Scherffel neuerdings beobachteten Fällen zu sein, bei denen Scherffel selber vermutet, daß sie ontogenetisch mit den dabei gefundenen Chromulinen oder Ochromonaden in Zusammenhang stünden. Einzelne Gattungen und Arten aber haben dieses bei anderen nur fakultativ auftretende Rhizopodenstadium unter Anpassung an die völlig animalische Ernährung als Abschlußform ihrer ontogenetischen Entwicklung ausgebildet, das ist der Fall bei *Chrysostephanosphaera* oder *Chrysopyxis bipes*.

Unter allen Umständen scheint das Rhizopodenstadium bei den Chrysomonaden die sekundäre, abgeleitete Ausbildung, nie die primitive ursprüngliche zu sein. In diesem Sinne sind die an *Synura* gemachten Befunde vorübergehender, fakultativ gebildeter Rhizopodienstadien von größtem Interesse. Aus diesem Tatsachenmaterial geht überzeugend hervor, daß die Bildung rhizopodialer Formen tatsächlich fakultativ sein kann und unter Umständen selbst bei hochgradig differenzierten Typen eintreten kann. *Chrysamoeba*-artige Stadien können daher allerverschiedensten Ursprungs sein, und ob sich die Gattung *Chrysamoeba* als solche aufrecht halten läßt, das muß wohl wieder recht zweifelhaft erscheinen.

Daß die Ausbildung von Rhizopodien aber wirklich etwas sekundäres, in den meisten Fällen, insbesondere wo sie das ontogenetische Abschlußstadium darstellt, oft nur eine Anpassungseinrichtung an die animalische Ernährung durch Aufnahme fester organischer Körper mittels der Rhizopodien, darstellt, das scheint glänzend bewiesen durch die Gattung *Chrysopyxis*. *Chrysopyxis* tritt — ich sehe hier von anderen nicht genau präzisierten kleineren Formen ab — in zwei verschiedenen Arten auf, *Chrysopyxis bipes* und *C. cyathus*. Beide besitzen Gehäuse, die fast völlig miteinander übereinstimmen, die mittels zweier Schenkel quer auf Algenfäden reiten. Beide Arten scheiden sich hauptsächlich dadurch, daß die eine

durch die Gehäuseöffnung ein gestieltes Rhizopodiensystem,[1]) die andere ihre einzelne Geißel hervorstreckt (s. Texfig. 3). Scherffel wertet nun den Besitz des Rhizopodensystems ungemein ein, und möchte *Ch. bipes* nur wegen dies Besitzes von *Ch. cyathus*, trotz der so weitgehenden Übereinstimmung in den Gehäusen von *Ch. cyathus* spalten und letztere zu seiner neuen Gattung *Lepochromulina* stellen. Und gerade bei *Ch. bipes* erweist sich das Rhizopodensystem (s. Textfig. 4) als eine sekundäre biologische Anpassung. Das lehrt uns die Entwicklungsgeschichte. Bei der Vermehrung schwärmt aus dem Gehäuse ein einwimperiger Schwärmer. Dieser setzt sich auf einen Algenfaden, wandert um den Algenfaden herum, wobei er einen dünnen Faden um den Algenfaden herumspinnt, bis er schließlich zum Ausgangspunkt seiner Wanderung zurückkehrt. Dann bildet er erst sein Gehäuse aus, und dann tritt erst das Rhizopodien-

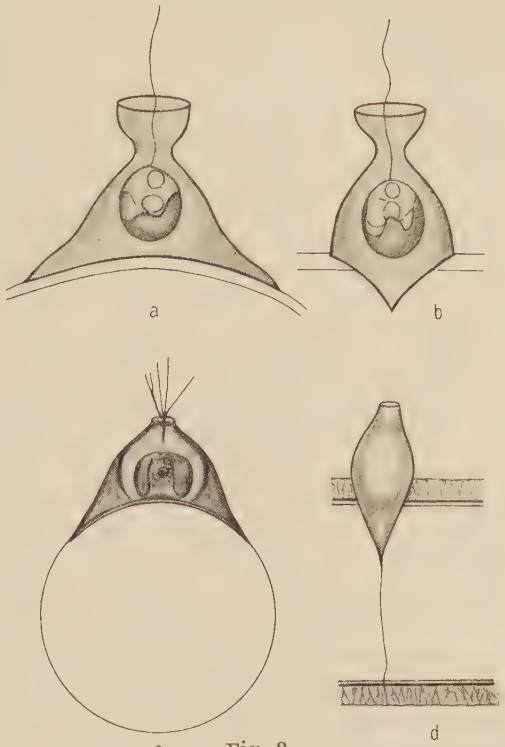


Fig. 3.

a *Chrysopyxis cyathus* von der Breitseite.
b „ „ von der Schmalseite.
c *Chrysopyxis bipes* (*iwanoffi*) von der Breitseite.
d „ „ „ von der Schmalseite.

Bei *Chrysopyxis cyathus* bleibt die Geißel auch in der ontogenetischen Abschlußform erhalten, die Geißel funktioniert hier mit zur Herausstrudelung fester organischer Körperchen; demgemäß ist die Bildung des Mundtrichters erklärlich.

Bei *Chrysopxis bipes* (*iwanoffi*) erfolgt eine Reduktion der (in den ersten Stadien der Entwicklung — vgl. Fig. 5 — vorhandenen) Geißel zugunsten der Anpassung an die Nahrungsaufnahme mittels eines sekundär entstandenen Pseudopodiensystems (vgl. Fig. 4).

a, b nach Pascher, Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVII.
c, d nach Iwanoff, Bull. de Acad. imp. de science Petersburg V, XI.

[1]) Ich schließe mich den Untersuchungsergebnissen Scherffel's und Lauterborn's (6) völlig an.

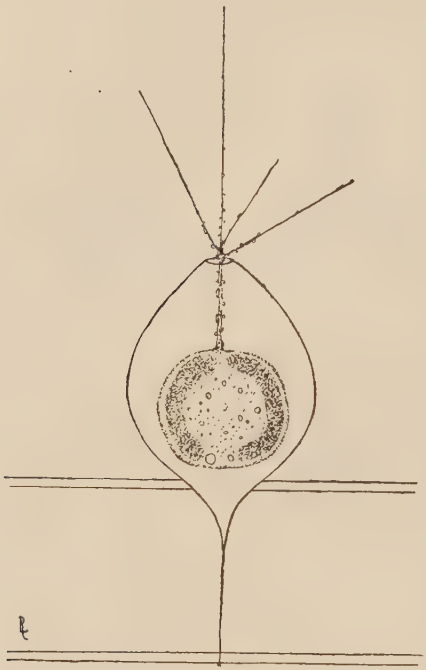


Fig. 4. *Chrysopyxis bipes* (*stenostoma*). Darstellung des gestielten Rhizopodiums, das durch die Gehäusemündung austritt und deutlich fließende Körnchenbewegung hat. (Nach Lauterborn, Zool. Anz. XXXVIII.)

system in Funktion. Bei der Bildung des Rhizopodiensystems reduziert sich dann die Geißel (Textfig. 4). Bei der zweiten Art erfolgt ebenfalls die Bildung eines völlig übereinstimmenden Gehäuses, hier aber erfolgt die Reduktion des einzigen Geißels des Schwärmers nicht, sie bleibt auch im ausgebildeten Zustande vorhanden, und dient mit zur Heranstrudelung kleiner organischer Körperchen, die, wie es bei *Dinobryon* und anderen Chrysomonaden bereits wiederholt beobachtet wurde, vom Protoplasten aufgenommen werden. Entsprechend dieser Funktion der Geißel hat sich ganz in Analogie mit den Craspedomonaden das Gehäuse weiter entwickelt, es hat einen schönen Trichter ausgebildet,

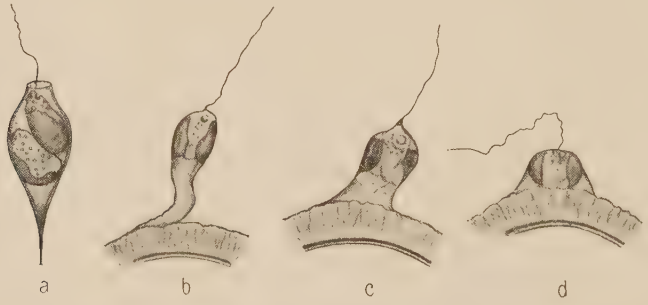


Fig. 5. Stadien aus der Entwicklungsgeschichte von *Chrysopyxis bipes* (*iwanoffi*). a) Teilung des Protoplasten im Gehäuse und Entwicklung der einen Geißel. b und c der ausgeschwärmte eingeißelige Schwärmer bei seinem Wandern um den Algenfaden. d der zur Ruhe gekommene Schwärmer (der noch immer seine Geißel besitzt) mit den ersten Anfängen der Gehäusebildung. (Nach Iwanoff, Bull. de l'Acad. Imper. d. Science de St. Pétersbourg, V. Ser. Tome XI, 4.)

der der Gehäusemündung aufsitzt und wohl in Beziehung zur Tätigkeit der schwingenden Geißel steht und der wohl deshalb der geißellosen *Ch. bipes* fehlen mag.

In *Chrysopyxis* haben wir demnach eine Gattung vor uns, deren beide Arten *Ch. bipes* und *Ch. cyathus* sich eigentlich nur durch die Art der Erwerbung fester organischer Substanz unterscheiden. *Ch. cyathus* behält die eine Geißel, die sie als Schwärmer besaß, auch im entwickelten Zustande bei, *Ch. bipes* reduziert zugunsten der animalischen Nahrungsaufnahme mittels des Rhizopodiensystems seine Geißel. Bei *Ch. bipes* stellt das Rhizopodiensystem demnach ganz klar eine sekundär erworbene Organisation, eine Anpassung an eine bestimmte Lebensweise dar. *Ch. cyathus* ist die ursprünglichere Form, *Ch. bipes* die abgeleitete rhizopodiale Form, die aber das Rhizopodensystem nicht bloß fakultativ bildet, wie es viele Chrysomonaden (wohl unter bestimmten äußeren und inneren Ursachen) tun, sondern als ontogenetische Abschlußform ausbildet. Beide Arten haben sich erst sekundär entsprechend der Art ihrer Nahrungsaufnahme differenziert, der Besitz und das Rhizopodiensystem spricht hier nicht für eine primitive, ursprüngliche Stellung,[1]) nicht für eine größere oder geringere Verwandtschaft mit *Chrysamoeba* und anderer „primitiver" Chrysomonaden, sondern stellt bloß eine Konvergenz dar, hervorgegangen durch gleichsinnige sekundäre Anpassung an einen bestimmten Ernährungsmodus.

So scheint uns speziell der Fall *Chrysopyxis* recht schlagend zu zeigen, daß die Rhizopodienstadien gar nicht auf eine primitive, ursprüngliche Stellung hinzudeuten brauchen, sondern daß sie großenteils sekundäre biologische Adaptionen, abgeleitete Organisationen darstellen.

Daß Geißelreduktionen stattfinden, wenn das Rhizopodiensystem hochgradig an die animalische Ernährung angepaßt wird, und daß

[1]) Wenn Scherffel (24, 316) sagt: „So ist also *Chrysopyxis bipes* — wie man sieht — eine nahe Verwandte von *Chrysamoeba*! Durch das Vorhandensein eines geißellosen Zustandes, der auch hier den Schwerpunkt des Lebens darstellt und den Besitz des verästelten Pseudopodiums erscheint uns jetzt *Chrysopyxis bipes* als die primitivste der gehäusebewohnenden Chrysomonaden u. a.", so legt er wohl viel zu viel Wert auf die bei so vielen Formen oft nur ganz fakultativ auftretenden Pseudopodien und vergißt darüber, daß *Chrysopyxis* durch ein kompliziertes Gehäuse, durch die sinnreiche Aufhänge- und Verfestigungsvorrichtung für das Gehäuse, gerade eine der vorgeschrittensten Formen der gehäusetragenden Chrysomonaden darstellt. Wie viele rhizopodiale Formen sind denn überhaupt primär, bei wie vielen Organismen stellt doch das rhizopodiale Stadium eine sekundäre Anpassung an eine bestimmte Nahrungsaufnahme dar.

Rhizopodien, als solche oft gerade bei höchst spezialisierten Monaden, in bestimmter Weise auftreten, das zeigte ich erst jüngst bei den Cyrtophoraceen (Pascher 16), die wohl Höchstleistungen auf diesem Gebiete sekundärer Anpassung darstellen. Alle Cyrtophoraceae bilden ganze Tentakelkränze am Vorderrande der Protoplasten, Tentakelkränze, die sie in biologischer Hinsicht den Aktinien vergleichbar machen. — Und merkwürdigerweise gerade die Formen, deren Tentakelkranz minder vollkommen ausgebildet ist wie *Pedinella*,

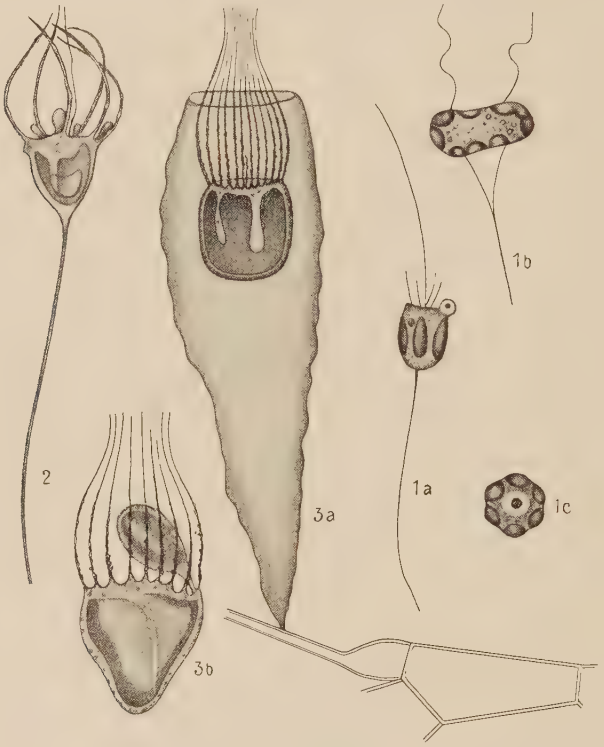


Fig. 6. Die Cyrtophoraceen.

1a, b, c. *Pedinella hexacostata* Wyssotzki.
2. *Cyrtophora pedicellata* Pascher.
3a, b. *Palatinella cyrtophora* Lauterborn.

Sehr schön zu beobachtende Korrelation zwischen Tentakelausbildung und Geißelreduktion. Bei *Pedinella* sind die Tentakel relativ unentwickelt, die zentrale Geißel ist noch vollkommen erhalten. Bei *Cyrtophora* sind Geißel und Tentakel annähernd auf gleicher Stufe. Bei *Palatinella* ist der Tentakelkranz am vollkommensten vorgeschritten, die Geißel offenbar in weitgehender Reduktion begriffen.

(Fig. 1a, b, c nach Wyssotzki aus Senn, Flagellaten; Fig. 2 nach Lauterborn, Zool. Anz. XXX; Fig. 3 aus Pascher, *Cyrtophora* etc., Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXIX.)

Cyrtophora zeigen wohlentwickelte Geißeln, während diese bei der höchstentwickelten *Palatinella* allem Anscheine nach in Reduktion ist. Also auch hier die Reziprozität zwischen Geißelreduktion und vorschreitender Anpassung an die Aufnahme fester Körper durch Rhizopodien (Textfig. 6). Und Pseudo- oder Rhizopodien wieder bei Formen, die gewiß nicht primitiv sind, denn die Cyrtophoraceen wegen des Besitzes dieser Organe als primitiv anzusprechen, das geht wohl nicht, ebensowenig wie wir *Chrysopyxis bipes* als tiefer stehend auffassen dürfen als *Ch. cyathus*, weil letztere die Geißel beibehält, erstere selbe aber zugunsten des Rhizopodiensystems, zugunsten einer bestimmten Nahrungsaufnahme reduziert.

Überblicke ich all das, so scheint mir sicher zu sein, anzunehmen, 1. daß rhizopodiale Stadien fakultativ bei vielen Chrysomonaden auftreten können (*Chrysamoeba*, *Synura* und wohl noch viele andere); dabei können diese Stadien wirklich nur ganz vorübergehend gebildet werden oder sich länger erhalten (hierher wahrscheinlich die von Scherffel in seiner letzten Arbeit (24) zitierten Fälle von *Chromulina* und *Ochromonas*); 2. einige der Chrysomonaden, oft einzelne nahe verwandte Gattungen, oft einzelne Arten derselben Gattung, haben sich jedoch an die Nahrungsaufnahme durch diese Rhizopodien angepaßt und diese Stadien als Abschlußformen ihrer ontogenetischen Entwicklung ausgebildet, wobei beide Stadien (Flagellaten- und Rhizopodenstadium) kombiniert sein können (die *Cyrtophoraceae*), oder die Geißel völlig reduziert sein kann (*Chrysopyxis bipes*, *Chrysostephanosphaera*). In diesen Fällen gibt uns wohl nur die Entwicklungsgeschichte, die zu Zwecken der Propagation gebildeten Schwärmer, über die Verwandtschaft und Stellung der betreffenden Formen Aufschluß; der Besitz von Rhizopodien stellt aber, abgesehen von den fakultativen Fällen, nur eine gleichsinnige Anpassung verschiedenster Formen an eine gleiche Lebensweise, also eine bloße Konvergenz dar, und ist dementsprechend für die systematische Verwertung nur mit äußerster Behutsamkeit zu verwenden.

Daraus erhellt aber auch, daß die richtige systematische Gruppierung solcher rhizopodialer Formen sehr schwer ist. Das ist sich auch Lauterborn (6) bewußt, und wenn er auch am liebsten die Gattungen *Palatinella*, *Pedinella*, *Chrysopyxis* und *Chrysamoeba* als *Chrysopodaceen* zusammenfassen möchte, so gesteht er selber in völliger Erkenntnis der Rhizopodien als sekundäre Erwerbung zu, daß damit nur eine ganz künstliche Gruppe geschaffen würde. Nun bilden allerdings *Palatinella*, *Pedinella* und *Cyrtophora* eine recht natürliche Reihe unter den Chromulinalen, die Familie der Cyrtophoraceen

(vgl. Textfig. 6); sie fallen daher aus den folgenden Betrachtungen heraus. Aber es bleibt dann noch eine Reihe rhizopodialer Chrysomonaden, die gewiß keine natürlichen Einheiten bilden, die nur konvergente Stadien darstellen. Diese rhizopodialen Stadien können ganz verschiedene ontogenetische Wertigkeit haben, sie können nur ganz fakultative Umwandlung einzelner Chrysomonaden darstellen, die beim Wechsel der Lebensbedingungen sofort wieder in das Monadenstadium zurückkehren, — oder sie können ontogenetische Abschlußformen sein, Chrysomonaden, die sich eben weitgehend an die animalische Ernährung angepaßt haben, und die eben am Schlusse ihrer ontogenetischen Entwicklung diese rhizopodialen Formen ausbilden (*Chrysopyxis*, *Chrysostephanosphaera*).

Keinesfalls wird für ihre natürliche Stellung das Rhizopodienstadium maßgebend sein, sondern die Entwicklungsgeschichte. *Chrysamoeba* bildet einwimperige Schwärmer — ist also eine rhizopodiale Chromulinale, die von Scherffel beobachteten Fälle sind teils rhizopodiale Ochromonadalen, teils rhizopodiale Chromulinalen. *Chrysopyxis bipes* erweist sich teils durch ihre Entwicklungsgeschichte (sie bildet einwimperige Schwärmer), teils durch ihre nächsten Verwandten als Chromulinale. Ausschlaggebend ist daher hauptsächlich die Entwicklungsgeschichte, die Kenntnis des zu jedem einzelnen Rhizopodenstadium gehörigen Monadenstadiums.

Diese Monadenstadien kennen wir derzeit aber noch lange nicht bei allen rhizopodialen Chrysomonaden. Aus diesem Grunde können wir *Chrysostephanosphaera* keine richtige Stellung im System geben, deshalb können wir *Chrysidiastrum* Lauterborn nicht locieren.

Die Funde rhizopodialer Chrysomonaden werden sich mit der Zeit häufen, ich selber habe jüngst einzelne solcher Stadien beobachtet, und nur bei den wenigsten wird es gelingen, die Monadenstadien zu erhalten. — Ich schlage daher vor, die rhizopodialen Stadien der Chrysomonaden, die wir wegen Unkenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte im System der geißeltragenden Chrysomoaden nicht unterbringen können, vorderhand als *Rhizochrysidinen* zusammenfassen, wobei ich ausdrücklich bemerke, daß diese Gruppe nur ein Notbehelf, ähnlich den Fungi imperfecti, keine natürliche Gruppe ist, die sich entsprechend der vorschreitenden Erkenntnis der Chrysomonaden allmählich auflösen wird und nach ihren Flagellatenstadien sich auf die anderen Gruppen der Chrysomonaden verteilen wird. Einzelne dieser Rhizochrysidinen werden sich als ganz fakultativ gebildete, rasch vorübergehende Stadien verschiedener Chrysomonaden ent-

puppen (das wäre z. B. der Fall gewesen, wenn an den Rhizopodenstadien von *Synura* nicht ihre Genese erkannt worden wäre); andere, die das rhizopodiale Abschlußstadium bilden, werden auf Grund der Entwicklungsgeschichte leicht einzuordnen sein; noch ist der Fall möglich, daß einzelne dieser rhizopodialen Abschlußformen, die Schwärmer völlig reduziert haben, — daß sie sich in diesen rhizopodialen Stadien direkt nur durch Teilung bilden und nimmer, auch nicht fakultativ zum Flagellatenstadium zurückkehren, diese Formen allerdings würden derzeit überhaupt nicht mehr einzuordnen sein, der systematische Anschluß derselben wäre verloren gegangen, ihre spezielle Phylogenie wohl nimmer erkennbar; diese würden selbst nach Ausscheidung aller Formen, die nach ihrer Entwicklungsgeschichte eingeordnet werden können, den eisernen Bestand der *Rhizochrysidinen* bilden, extreme Formen, sicherlich verschiedenster Herkunftsmöglichkeit, Formen, die in ihrer einseitigen Anpassung an die Aufnahme fester Nahrung durch Rhizopodien, sich und ihren Anschluß verloren haben. Der letzte Fall ist sehr möglich; er scheint mir bei den Myxomyceten realisiert durch die Acrasieen, die auch keine Flagellatenstadien mehr ausbilden. Andererseits ist es aber doch gelungen, vgl. die Untersuchung Wasiliewski's, auch hartnäckige Amöben auf Flagellatenstadien zurückzuführen und das bietet vielleicht doch einen Lichtblick.

Jedenfalls ist, ich betone es immer wieder, die Gruppe der Rhizochrysidinen eine provisorische, ein Notbehelf. Sie wird sich mit der vorschreitenden Entwicklung der Untersuchungsmethoden auflösen, bis auf den Rest der gerade besprochenen Möglichkeit. Die meisten Rhizochrysidinen, zu denen wir derzeit unter anderen *Chrysostephanosphaera*, *Chrysidiastrum* stellen müssen, werden sich als zu den Chromulinalen, Isochrysidalen oder Ochromonadalen gehörig entpuppen, und wenn ihre Rhizopodienstadien wirklich ontogenetische Abschlußformen darstellen, so könnten sie, soweit nicht andere nahe verwandte Arten die direkte Einordnung in eine dieser drei Reihen als besser erscheinen lassen, wie es bei *Chrysopyxis* der Fall ist, diesen drei Reihen ganz wohl als Rhizochromulinaceae, Rhizisochrysidaceae und Rhizochromonadaceae angegliedert werden. Dafür ist nur die Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte maßgebend.

Auf diese Weise gelänge es eine klare Darstellung zu erhalten.

Die Palmellastadien von *Synura*.

Und nun wieder zurück zur *Synura*. Wir sahen: aus der Hülle von *Synura* kann ein Schwärmer hervorgehen, oder eine „Amöbe",

oder beide Fälle vermittelnd ein Schwärmer, der bald seine Geißeln „einzieht“ und amöboid wird.

In allen diesen Fällen ist die weitere Entwicklung die gleiche. Schwärmer wie Amöben kommen zur Ruhe, die Schwärmer verlieren nach dem bereits angegebenen Modus die Geißeln, zeigen noch geringe Amöboidie, dann ziehen sie sich zusammen, runden sich ab, werden kugelig. Dann bildet sich herum eine Hülle, in den beobachteten Fällen nicht in Form einer festen, differenzierten oder gar verglasten Membran, sondern mehr in Form eines Gallerthofes, der zuerst dünn, dann aber dicker wird und in dem die runde nackte Energide liegt.

Diese zur Ruhe gekommenen Stadien lassen noch immer die beiden kontraktilen Vacuolen erkennen, die Chromatophoren erscheinen aber wegen der stärkeren Kontraktion der Protoplasten mehr gebogen. In diesem Ruhezustande erfolgt Längsteilung,[1]) immer in derselben Ebene, jedes neue Individuum bildet wieder Gallerte, dabei werden die einzelnen Individuen mannigfach verschoben, die einzelnen Gallerthüllen verfließen ineinander, es kommen größere Lager zustande, die zunächst nur wenige, schließlich aber viele braune Zellen enthalten. Diese Gallertlager, die wir in Analogie zu den grünen Flagellaten und Algen ruhig als Palmellastadien bezeichnen können, sind oft mehr oder minder kuglig, oft unregelmäßig begrenzt oder gelappt, manchmal ganz schwach geästelt, flottieren frei im Wasser oder sinken zu Boden. Sie waren auch im Bodenschlamme nachweisbar. Diese Lager sehen ganz auffallend den grünen Tetrasporalen und Palmellastadien verschiedener *Chlamydomonadaceae* ähnlich, die ja die ganz parallelen Stadien unter den grünen Monaden darstellen.

Über das Schicksal dieser Palmellen vermag ich nur mehr sehr wenig zu sagen. Die *Synura* erreichte auch bald in den Bassins den Höhepunkt ihrer Entwicklung und ging bald und rasch zurück.

Einige wenige Male konnte direkt das Austreten der geteilten

---

[1]) In der letzten Zeit der Untersuchung konnte man aber auch direkte Vermehrung der Schwärmer durch Längsteilung beobachten. Diese Schwärmer bildeten kein Palmella-, kein Rhizopodenstadium, der Protoplast schnitt sich gewissermaßen der Länge nach durch, wobei der Einschnitt von der Basis her rascher vorrückte. Nach erlangter Durchtrennung lösten sich die Schwärmer voneinander. Demnach können sich die Schwärmer direkt teilen oder fakultativ in ein Palmellastadium übergehen mit oder ohne Umweg über die rhizopodialen Formen. Von einem Teilungsvermögen letzterer im rhizopodialen Stadium fand ich nie auch nur eine Spur angedeutet.

Stadien aus der Gallerte beobachtet werden. Das Herausarbeiten aus dem Schleime erfolgte genau so wie bei den *Chlamydomonadaceae*, die eine Geißel nach vorn gerichtet bohrte sich den Weg, die andere nach rückwärts geschlagen diente, als Stemmgeißel. So arbeitete sich der Schwärmer heraus. Was weiter geschah, konnte nicht lückenlos beobachtet werden.

Es fielen mir dann später Individuen auf, die nicht mehr die alten Umrisse zeigten, sondern mehr verkehrt eiförmig waren. Sie waren auch nicht mehr nackt, sondern besaßen eine zarte Haut, mit ganz feinen Skulpturen, sie sahen völlig aus wie junge *Synura*-Zellen. Ich kann wohl annehmen, aber nicht behaupten, daß es sich in der Tat um solche handelte, daß die braunen Zellen mit der Zeit alle aus der Gallerte ausschwärmen, sich mit einer Hülle umgeben, die zuerst zart, erst mit der Zeit das charakteristische Aussehen der *Synura*-Haut erwirbt. Das scheint relativ wahrscheinlich zu sein.[1])

Was nicht beobachtet werden konnte, das war die Bildung der zentral zusammenhängenden *Synura*-Kolonien. So ist der Ring der Entwicklung eigentlich nicht völlig geschlossen. Doch in Analogie mit der Bildung anderer Flagellatenkolonien (vgl. Pascher 15) kann vielleicht doch geschlossen werden, daß die zunächst isoliert lebenden Zellen mit der Zeit ihr Vacuolensystem und ihre Hülle völlig ausbilden, sich jetzt oder bereits vorher der Länge nach teilen, wobei die einzelnen Teilungsprodukte mit den Basalenden der Hülle (und auch mittels Gallerte) beieinander bleiben und jene kugeligen Kolonien bilden, die durch vorschreitende Teilungstätigkeit der Einzelindividuen mit der Zeit walzlich werden und sich schließlich in zwei Tochterkolonien lösen. Das kann wohl so angenommen werden. Direkte und sichere Beobachtungen liegen nicht vor. Es kann auch anders sein. Klebs denkt ebenfalls an eine Entstehung der Kolonien aus den einzelnen Schwärmern. Er beobachtete ganz kleine Kolonien, die nur aus zwei bis vier Einzelwesen bestanden.

---

[1]) Neben diesen freibeweglichen Formen traten aber auch merkwürdig gestielte Stadien auf. Auf langen, röhrigen Stielen, die oft bis 2mal so lang als der Protoplast waren, lebte eine braune Monade, die in vieler Hinsicht große Ähnlichkeit mit *Synura* hatte. Der Stiel verlängerte sich (oder umgekehrt) in eine deutlich derbe Hülle, die dieselbe Skulptur zeigte wie bewegliche *Synura*-Zellen. Nur waren der Protoplast mehr ellipsoidisch. Zwei Chromatophoren, basale Vacuolen, 2 gleichlange Geißeln vervollständigten die Übereinstimmung mit *Synura*. Möglicherweise stellen sie auch wirklich *Synura*-Zellen vor, die sich infolge irgendeines Reizes statt aneinander, an fremde Substrate verfestigten. Ich vermag nichts Sicheres über sie zu sagen (Fig. 28 u. 29).

Ob bei dieser Kolonienbildung immer ein Palmellastadium eingeschoben wird, wie in den von mir beobachteten Fällen, oder ob die Schwärmer gleich an die Bildung der Kolonien gehen, weiß ich nicht. Ich halte in Analogie zu den Volvocales beides für möglich und denke mir das Palmellastadium nur als Reaktion auf bestimmte äußere Faktoren. Es kann gewiß beides der Fall sein, Entwicklungsschemata gibt es ja nur in den Lehrbüchern. Jedenfalls erschiene es als eine dankbare Aufgabe, die Teilung umhüllter Chrysomonaden in beweglichem Zustande zu studieren. Wir wissen darüber gar nichts Genaues, weder *Mallomonas* noch *Synura* sind näher darauf studiert, und die meisten anderen Monaden gleicher Organisationshöhe teilen sich schon lange nicht mehr im beweglichen Zustande, sondern ausschließlich in Ruhestadien. Der Teilungsvorgang selber scheint auf die Nacht beschränkt zu sein.

Andere Palmellastadien bei den Chrysomonaden und ihre Bedeutung.

Diese Tetrasporalen- oder Palmella-artigen Ruhestadien brauner Monaden sind sicher bereits mehrfach beobachtet worden. Ich sehe hier ganz ab von den analogen Stadien der Phaeochrysidales (Cryptomonaden), den Phaeocapsales, jenen Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) bei denen der unbewegliche Zustand gegenüber dem freibeweglichen dominiert und zu denen *Phaeococcus* Borzi, *Phaeoplax* Pascher, *Naegeliella* Correns und *Phaeothamnion* gehören. — Von Chrysomonaden sind palmellaartige Zustände einzelner Chromulinen (*Chromulina nebulosa*, *Ch. mucicola*) bekannt, auch für *Ochromonas mutabilis* machte ich (Pascher **19**, 49) Palmellastadien wahrscheinlich. Möglicherweise repräsentieren die von Chodat als *Stichogloea*, von Lemmermann als *Tetrasporopsis* beschriebenen Gattungen brauner palmellaartiger Verbände ebenfalls solche Stadien.

Auf jeden Fall ist ganz gut denkbar, daß ganz analog zu den grünen Monaden, auch die braunen Entwicklungsstufen ausgebildet haben von der Höhe und Bedeutung der Tetrasporalen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Palmellastadien bei einzelnen Chrysomonaden nur fakultativ auftreten, als Reaktion auf bestimmte Ursachen, daß aber diese Palmellen bei anderen auch die derzeitige ontogenetische Abschlußform, die normale Lebensform darstellen, und sie nur zu Zwecken der Propagation zu den Schwärmstadien zurückkehren, ähnlich wie es bei den Tetrasporalen der Fall ist. Das trifft in hohem Grade bei *Hydrurus* zu. Der Übergang vollzieht sich ganz

allmählich, wie wir ihn ja so schön sehen bei den Chlamydomonadaceen und Tetrasporalen.

Diese Seitenreihe der Chrysomonaden, die in normaler Lebensform Palmellen bilden, möchte ich als ***Chrysocapsales*** bezeichnen, ihre Parallelstellung zu den analogen Stadien der anderen Monaden erhellt folgende Übersicht.

Es entsprechen den

grünen Chlamydomonadaceen — die Tetrasporales,
braunen Chrysomonaden — die Chrysocapsales,
Cryptomonaden — die Phaeocapsales,

wobei ich bemerken möchte, daß ich den Ausdruck *Phaeocapsales* nur auf die Tetrasporalenstadien der Cryptomonaden (Phaeochrysidales) beschränkt habe (Pascher **18**).[1])

Diese Gruppe der Chrysocapsales ist genau so wie die der Rhizochrysidinen phylogenetisch nicht einheitlich, sie stellt eben die konvergenten Stadien verschiedener Chrysomonaden dar. Ein Teil der später noch aufgefundenen Chrysocapsalen wird sich als vorübergehende, fakultative Palmellastadien sonst meist freilebender Chrysomonaden entpuppen. Das scheint mir der Fall zu sein bei dem West'schen *Phaeococcus palustris* (der wohl gar nicht in die Gattung *Phaeococcus* gehört).[1]) Andere werden echte Chrysocapsalen bleiben, bei ihnen wird in der Tat das Palmellastadium die normale Lebensform sein, ganz wie bei den Tetrasporalen, wie bei den Phaeocapsalen. Als solche Chrysocapsalen wären vielleicht (genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen ja nicht vor), *Stichogloea*, *Tetrasporopsis*, vielleicht *Phaeosphaera* West, eine Form ferner, die ich selber seit Jahren beobachtete, von der ich gelegentlich die Diagnose gebe und die ich als *Chrysocapsa* bezeichne. All diese Formen erfordern noch ein eingehendes Studium. Sie repräsentieren eine relativ niedrige Entwicklungsstufe unter den Chrysocapsalen, das Wachstum hat sich noch nicht differenziert (kein Spitzenwachstum), diese niedrigere erste Reihe nenne ich ***Chrysocapsaceae***. Ihr gegenüber steht eine Reihe von einer Organisationshöhe, die in ihrer Art weder von den Tetrasporalen unter den grünen Monaden, noch von den Phaeocapsalen erreicht wird, — eine Reihe mit be-

[1]) *Phaeococcus palustris* West ist aus der Gattung *Phaeococcus* zu streichen. Die Gattung *Phaeococcus* Borzi, leitet sich von den Cryptomonaden, nicht von den Chrysomonaden ab, gehört also zu den Phaeocapsales. Mir macht die West'sche Form ganz den Eindruck eines Palmellastadiums irgendeiner Chrysomonade; möglicherweise trifft das auch für die West'sche *Phaeosphaera* zu. Vergleiche die Arbeit von Olga Reinisch (**23**).

stimmten Spitzenwachstum und Ausbildung kompliziert gebauter verästelter Formen, die ***Hydruraceae***, die wohl den derzeitigen Höhepunkt der Chrysocapsalenentwicklung darstellen.

Demnach schlössen sich den Chrysomonaden, ganz in Analogie mit den Chlamydomonadaceae (resp. Volvocales) und den Phaeochrysidalen (Cryptomonaden), die Reihe der *Chrysocapsales* an mit den zwei Familien:

Chrysocapaceae ohne bestimmt differenziertes Wachstum,
Hydruraceae mit Spitzenwachstum. —

Zu cellulären Verbänden, wie die grünen Chlamydomonaden und die Cryptomonaden, haben es nach unserer derzeitigen Kenntnis die Chrysomonaden nicht gebracht.

Die Analogie der *Synura*-Vermehrung zur *Chlamydomonaden*-Teilung.

Nur auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen: auf die Analogie der *Synura*-Vermehrung, wie sie vorstehend beschrieben wurde, und den Teilungsmodus der Chlamydomonadaceen, der niedersten Grün„algen"gruppe.

Bei *Chlamydomonas* erfolgt die Bildung der Schwärmer durch Teilung der Protoplasten innerhalb der Hülle. Die einzelnen Teilungsprodukte bilden die Geißeln und schwärmen dann aus der Hülle als zuerst nackte Schwärmer heraus, während die leere Hülle der ersten Zelle zurückbleibt.

Man hat diesen Teilungsvorgang der Teilung der Flagellaten entgegengesetzt, deshalb weil man hier bereits von Mutter- und Tochterzellen reden kann; von den Mutterzellen bleibt die Hülle zurück, die Tochterzellen schwärmen aus, — im Gegensatz zu den Flagellaten, bei denen eine einfache Längsteilung der Protoplasten erfolgt. Es ist dies ein Gegensatz, den ich besonders in Lotsy's Stammesgeschichte (Lotsy 9, 10) betont finde.

Es ist klar, daß ich in diesem Sinne von Mutter- und Tochterzellen erst dann sprechen kann, wenn der Periplast eine gewisse Selbständigkeit, einen bestimmten Grad von Differenzierung zeigt, so daß er bei der Teilung nicht mitgeteilt werden kann. Solange der Periplast zart ist, keine besondere Selbständigkeit besitzt, so wird er auch bei den Flagellaten mit dem Protoplasten zugleich geteilt.

Es handelt sich daher nur um verschieden weitgehende Differenzierungen der Periplasten, und auch die weitgehendste Differenzierung

der Periplasten zu einer „selbständigen“ Hülle, erscheint durch Übergänge vermittelt.

Betrachten wir die an *Synura* über Schwärmerbildung gemachten Beobachtungen, so finden wir die niedere „Grünalgenteilung“ noch viel mehr mit der Flagellatenteilung verbunden.

Bei *Synura* schlüpft der protoplasmatische Inhalt aus der Hülle heraus, die Form ist gleichgültig, und vermehrt nach längerer oder kürzerer Beweglichkeit außerhalb der Hülle durch Teilung, im Palmellastadium und auch direkt.

Stellen wir uns vor, daß der Inhalt der Hülle nicht mehr ausschwärmt, nicht mehr sich außerhalb der Hülle teilt, sondern die Zeit der freien Beweglichkeit der Protoplasten immer mehr abgekürzt wird, bis sich schließlich der Protoplast innerhalb der Hülle teilt, — so haben wir die typischen Chlamydomonadenteilung: die Teilungsprodukte werden nicht mehr außerhalb, sondern in der Hülle gebildet, die Teilungsprodukte sind dann die Tochterindividuen, die leere Hülle der Rest der „Mutterzelle“.

So sind also Chlamydomonadenteilung und Flagellatenteilung gar nicht so gegensätzlich, stellen im Gegenteil nur verschiedene Etappen in der Organisation dar und erscheinen wunderschön vermittelt, — und um so künstlicher erscheint die Begrenzung der Grünalgen nach unten hin.

Zusammenfassung.

Bei einer Chrysomonade, *Synura uvella* werden Schwärmer-Rhizopoden- und Palmellastadien nachgewiesen.

Unter Umständen kann, wie bereits Klebs beobachtete, der Inhalt der *Synura*-Zellen aus der Hülle austreten. Meistens geschieht dies in Form eines nackten Schwärmers, der im Gegensatz zu den völlig ausgebildeten Flagellatenindividuen vereinfachte Organisation hat.

In einzelnen Fällen tritt der Inhalt aber nicht in Form eines Schwärmers aus, sondern in Form einer Amöbe. Auch einzelne Schwärmer können sich nach Einziehen der Geißel in Amöben umwandeln. Die amöboiden Stadien bilden ferner unter Umständen zahlreich verzweigte, oft miteinander anastomosierende Rhizopodien aus, die deutliche Plasmaströmung zeigen und völlig mit anderen bis jetzt beobachteten rhizopodialen Chrysomonaden übereinstimmen.

In den beobachteten Fällen kamen Schwärmer wie Rhizopodenstadium zur Ruhe, kugelten sich ab, umgaben sich mit Gallerte und bildeten dadurch, daß sie sich in diesen Stadien reichlich teilten, typische in Gallerte eingehüllte Palmellastadien verschiedener Form und Größe. Aus diesen schwärmen schließlich nach reichlicher Vermehrung die Einzelindividuen wieder aus, um sich wieder zu normalen *Synura*-Zellen auszubilden, die schließlich auf nicht näher bekannte Weise die Kolonien bilden.

Die Schwärmer von *Synura* brauchen aber, um sich zu vermehren, nicht immer die Palmellen auszubilden, sie teilen sich auch direkt. Das Palmellastadium wie auch das Rhizopodenstadium erscheint hier daher als fakultativ.

Das Einziehen der Geißeln erfolgt bei *Synura* in einer Weise, die den an *Eutreptia* und *Euglena* gemachten Beobachtungen entspricht. Es kommt zur Bildung kleiner Tröpfchen, die von der Spitze der Geißel herab, oft auch untereinander, sich miteinander vereinigen und in welche die sich am Ende spiralig einrollende Geißel förmlich eingeschmolzen wird.

Rhizopodenstadien und Palmellen treten bei *Synura* fakultativ auf. Diese sowie die von Lauterborn und Scherffel gemachten Beobachtungen lassen schließen, daß bei den Chrysomonaden rhizopodiale Formen häufiger seien. Fakultativ kann die Bildung rhizopodialer Stadien vielleicht bei allen Chrysomonaden eintreten. Bei einzelnen Chrysomonaden dominieren diese Stadien mehr, bei anderen stellen sie direkt die derzeitigen Abschlußformen der ontogenetischen Entwicklung dar. Flagellaten- und Rhizopodenstadium kann kombiniert auftreten, — oft wechseln sie bei ganz nahe verwandten Arten. Im allgemeinen stellen die Rhizopodien bei den Chrysomonaden sekundär erworbene Anpassungen an animalische Lebensweise dar. Da die rhizopodialen Formen nur nach Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte richtig gedeutet und systematisch bewertet werden können, ihre Kenntnis aber eine recht mangelhafte ist, so empfiehlt es sich, sie vorderhand als Rhizochrysidinen zusammenzufassen, eine nur ad hoc geschaffene Gruppe. Soweit sie Schwärmerstadien besitzen, werden sich die hierhergehörigen Formen auf die einzelnen Chrysomonadenreihen aufteilen lassen, soweit sie diese total unterdrückt haben, wird eine Zuweisung nicht möglich sein, sie werden den Rest der Rhizochrysidinen bilden.

Die palmellaartigen Stadien von *Synura* lassen mit anderen Beobachtungen schließen, daß auch die Chrysomonaden ziemlich allgemein befähigt sind, Ruhezustände in gallertigen Verbänden zu bilden. Diese Bildung palmellaartiger Stadien kann rein fakultativ sein, andere Chrysomonaden aber haben den beweglichen Zustand überhaupt zugunsten unbeweglicher Palmellen unterdrückt und kehren zu ersterem nur zu Zwecken der Propagation zurück. Diese den Tetrasporalen unter den grünen Monaden, den Phaeocapsales unter den Cryptomonaden parallele Reihe wird *Chrysocapsales* genannt und die hierhergehörigen Formen geschieden in solche ohne (Chrysocapsaceae) — und solche mit differenziertem Wachstum (Hydruraceae). Damit hat *Hydrurus* seinen richtigen Platz erhalten.

Die Teilungsvorgänge von *Synura* vermitteln schließlich schön die so gern als gegensätzlich ausgespielte Teilung der Chlamydomonaden, der niedersten grünen Algen, und der Flagellaten.

---

2. Übersicht über die braunen Flagellaten.

Es scheint mir angebracht zu sein im Anschlusse an die vorstehenden Untersuchungen eine Übersicht über die braunen Monaden zu geben, soweit eine solche bei dem gegenwärtigen Stande der Dinge möglich ist.

Die braunen Monaden von Klebs (5, 394) als Chromomonaden zusammengefaßt, sind charakterisiert durch ihre Chromatophoren, die mit einem braunen Farbstoff tingiert sind. Genaues wissen wir über diesen Farbstoff nicht, es scheint aber ziemlich sicher zu sein, daß er bei den beiden Gruppen der Chromomonaden, den Chrysomonaden und den Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) annähernd derselbe ist. Demgemäß zeigt er auch bei beiden Gruppen dieselben Variationen, bei beiden Gruppen finden wir neben den braunen Formen, unter gewissen Umständen hellgrüne; einzelne Varianten sind rötlich bis rot, andere blaugrün bis grün. Dazwischen lassen sich alle Übergänge verfolgen. In einzelnen Gattungen und Arten sind in beiden Reihen die roten oder blauen Nuancen fixiert, bei anderen aber treten sie nur fakultativ auf. Das kann man in größeren Mengen immer beobachten.

Diese braunen, assimilationsfähigen Monaden (von denen sich ein großer Teil auch zugleich animalisch ernährt) zerfallen in zwei Reihen, die *Chrysomonaden* und die *Phaeochrysidalen*, für die der Name Cryptomonaden geläufiger ist.

Beide Gruppen sind leicht zu unterscheiden; sie stehen miteinander in Beziehungen, die Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) sind jedenfalls die jüngeren, abgeleiteten, — und gehen allem Anscheine nach auf die Chrysomonaden zurück. Jedenfalls zeigen sie zu manchen von ihnen starke Anklänge.

Die **Chrysomonaden** haben meist wohl differenzierte Chromatophoren (Ausnahme: *Chrysapsis*), keinen ausgesprochen dorsiventralen Bau im Protoplasten; meist sind sie typisch radiär gebaut; es ist keine deutliche offene Furche vorhanden, ebensowenig wie eine Schlundorganisation. Ihr Assimilat ist meist Leucosin, nur bei einzelnen Formen treten auch stärkeähnliche Körnchen auf. Teilung im beweglichen und unbeweglichen Zustande; ersteres häufiger. Die Cysten werden bei der Mehrzahl endogen gebildet unter Bildung einer verkieselten Membran und eines Verschlußstopfens. Rhizopodiale Formen kommen fakultativ vor, manchmal stellen sie den Abschluß der ontogenetischen Entwicklung dar. Palmellastadien für einzelne Gattungen nachgewiesen, wohl mehr verbreitet.

Den Chrysomonaden gegenüber, machen die **Cryptomonaden**[1]) (Phaeochrysidalen) einen entschieden abgeleiteten Eindruck. Auf ihren Zusammenhang mit den Chrysomonaden komme ich noch später zurück. Sie sind typisch dorsiventral gebaut, besitzen eine bestimmt orientierte Furche, die oft mit kleinen Körnchen besetzt ist und meist über das Apicalende hinweggeht, damit den Formen eine apicale Ausrandung gibt und unsymmetrisch zur Mediane liegt. Bei den vorgeschrittenen Formen senkt sich diese Furche median zu einem verschiedentlich ausgebildeten Schlunde ein. Teilung meist im unbeweglichen Zustand (Ausnahme: *Cryptochrysis*), häufig Cystenbildung; deren Membran besteht vorherrschend aus Cellulose. Die Chromatophoren sind immer wohl differenziert. Die Assimilate sind fest, die niederen Formen assimilieren amyloide Substanz, die vorgeschrittenen, und ferner biologisch aberrante Typen echte Stärke. Palmellastadien wahrscheinlich.

---

[1]) Senn's (28, 638) Umgrenzung der Cryptomonaden ist viel zu eng, er berücksichtigt damit nur die schlundtragenden Formen.

A. Die Chrysomonaden.

Es mögen zunächst die Chrysomonaden besprochen werden. Mit der Gliederung der Chrysomonaden haben sich bis jetzt Klebs (5, 394 ff.), und Senn (52) beschäftigt. Ersterer legt seiner Einteilung mehr sekundäre biologische Momente zugrunde (Periplast, Gehäusebildung usw.), letzterer entsprechend seinen allgemeinen Anschauungen die Geißelverhältnisse, die er für ursprünglicher hält, und deren Variabilität entschieden geringer ist.

In den „Chrysomonaden des Hirschberger Großteiches" (Pascher 19, 7) versuchte ich beide Systeme zu vereinigen. Die Senn'schen Familien erschienen mir als relativ wohl charakterisierbare, ziemlich natürliche Reihen, die Klebs'schen Ordnungen als korrespondierende Entwicklungsetappen gleicher Höhe paralleler Entwicklungsrichtungen, die sich in allen drei Reihen wiederfinden.

Diese Gliederung schien mir den Vorteil der übersichtlichen Darstellung der einzelnen Entwicklungslinien mit einer annähernd natürlichen Anordnung zu vereinigen.

Es wurden zunächst mit Senn

Chrysomonaden mit einer Geißel	Chromulinales
zwei gleichen Geißeln	Isochrysidales
zwei ungleichen Geißeln	Ochromonadales

unterschieden.[1])

Über das „Geißel"system.

Gegen diese Mitbenutzung der Geißelverhältnisse wurde bereits mehrfach Stellung genommen. Es waren insbesondere Lauterborn (6) und Scherffel (24, 25), die, ersterer hauptsächlich wegen der rhizopodialen Formen, dagegen Stellung nahmen. Ich möchte mich daher zunächst mit der „Geißelsystematik" bei den Chrysomonaden befassen.

Scherffel weist ihn in seiner letzten Arbeit auf die Inkonstanz der Geißelverhältnisse hin. Ich gestehe gern zu, wir wissen wenig über die Variation der Geißeln in bezug auf quantitative und numerische Ausbildung. Die einzige Untersuchung variationsstatistischer Natur über Geißeln wurde auch nicht bei den Flagel-

[1]) Ich behielt die Senn'schen Ausdrücke mit Abänderung der Endung bei, mit Ausnahme von Hymenomonadaceae, das ich durch das Wort Isochrysidales ersetzte, da der erste Ausdruck von keiner ursprünglichen, sondern abgeleiteten Formenreihe gewonnen wurde.

laten, sondern bei den Flagellatenstadien höherer Grünalgen gemacht und stammt von mir.[1])

Ich hatte Gelegenheit eine Anzahl von Schwärmern im ganzen vielleïcht bei 10000 zu prüfen, und das Resultat ergab eine ganz merkwürdige Konstanz. Erfolgte Veränderung, so auch da nur in bestimmter Richtung nach bestimmten Normen. Es wurde in dieser Arbeit gezeigt, daß sich die isokonten Fadenalgen in zwei Reihen gliedern, die eine mit vier, die andere mit zweiwimperigen Schwärmern (Macrozoosporen, diejenigen Schwärmer, die direkt zu neuen Algen auswachsen). Diese beiden Reihen, die Ulotrichales tetrakontae und die Ulotrichales dikontae, haben genau dieselbe Parallelentwicklung in bezug auf die Vegetationsorgane und auch in ihrer Reproduktion genommen. Die vierwimperige Reihe aber spaltete sich wieder in 2 Gruppen auf, die durch einzelne Formen (*Ulothrix*, *Stigeoclonium*) verbunden sind. In eine Reihe, deren sekundärer Schwärmertyp (der sexuelle Typ) zweiwimperig wurde, und in eine solche, bei der dieser vierwimperig blieb. Diese Spaltung erfolgte in ganz klarer konstanter Weise, — Formen, die einmal diesen, einmal jenen Schwärmertyp ausbilden, kommen nicht vor. Was sich änderte, war nur der sekundäre, bestimmten Zwecken angepaßte Schwärmertyp, die Sexualzellen, und zwar in einer bestimmten Veränderung, die als solche ebenfalls konstant ist. Völlig konstant blieb der Typ der Macrozoosporen, jener Schwärmertyp, der den Schwärmern von *Synura* z. B. und den niederen Flagellaten völlig homolog ist. Das gilt nicht nur für die Chlorophyceae, sondern auch für die Heterokontae, die ebenfalls nach ihrer Geißelform abgespalten werden und die darin etwa den Ochromonaden unter den Chrysomonaden gleichen.

Ich möchte nicht unbemerkt lassen, daß Scherffel (26, 793) diese Einteilung nach den Geißeln in dikontae und tetrakontae bei den Ulotrichales jedenfalls sympathisch erschien, denn er verweist in einer Fußnote einer seiner Arbeiten darauf, daß diese Scheidung nach zwei- und vierwimperigen Macrozoosporen auch für andere Chlorophyceenreihen, für die Volvocales, die Tetrasporales, Geltung habe.

Wenn ich also das „Geißelsystem“ für die Chrysomonaden beibehielt, so geschah dies gewiß nicht in Imitation anderer Systeme, sondern weil ich die Überzeugung habe, daß dieses System uns derzeit am meisten nutzt, eine Überzeugung, die ich dadurch gewann, weil

[1]) Pascher, Untersuchungen über die Schwärmer einiger Grünalgen, Bibl. bot., Heft 67. Stuttgart 1907.

mir gerade wegen meiner diesbezüglichen Untersuchungen viel mehr Erfahrung zu Gebote stand.

Nun müssen wir bedenken, was ein System will. Die ideale Forderung wäre, den natürlichen Werdegang resp. dessen Resultat, die natürlichen derzeitigen Verwandschaftsverhältnisse übersichtlich zum Ausdruck zu bringen. Das ist in den weitaus allermeisten Fällen, selbst für kleinste Einheiten, eine praktisch undurchführbare Forderung. Das für die Chrysomonaden zu erreichen, das scheitert an unserer relativ unvollständigen Kenntnis der rezenten und der absoluten Unkenntnis der nicht mehr rezenten Formen. Das habe ich auch nie gewollt. Daß die von mir gegebene Gliederung in ihren Einzelheiten keine bleibende ist, war mir von vornherein klar, ich selber habe bereits mannigfache Änderungen vorgenommen (Cyrtophoraceae). Mir kam es bei der von uns versuchten Gliederung hauptsächlich darauf an, die Entwicklungslinien der einzelnen Reihen, — als solche und deren Parallelität geordnet und übersichtlich darzustellen; ich wollte zeigen, wie sich die Chrysomonaden entwickelt haben; klarlegen, daß diese Entwicklung von einfachen Formen ausgehend immer nach ganz bestimmten Richtungen einsetzt. Und das kommt einem natürlichen System in Anbetracht unserer unvollkommenen Kenntnis und unseres immerhin beschränkten Darstellungsvermögens wohl ziemlich nahe. Solange wir den „Stammbaum" selber nicht konstruieren können, müssen wir uns bescheiden, einige Schlagschatten desselben zu erfassen, um daraus die charakteristischen Züge dieses Stammbaumes zu erschließen. Und letzteres scheint mir doch gelungen zu sein und daß die Methode nicht die schlechteste ist, geht wohl aus dem Umstande vorher, daß es damit gelang, die so schwierige bis in die allerletzte Zeit zerstreute und vermengte Gruppe der Cryptomonaden zu isolieren und als eine in ihrer Entwicklung einheitliche Reihe darzustellen. Das ist doch positiv. Daß nicht alle Entwicklungslinien aufgedeckt worden sind, das kann mir bei der methodisch so schweren Gruppe der Chrysomonaden, bei unserer mangelhaften Kenntnis derselben kaum übel ausgelegt werden, um so weniger, als noch so viel zu erarbeiten ist und jede neue erfolgreiche Untersuchung neue Perspektiven eröffnet. Daß aber trotz der Geißelsystematik die Klarlegung der wichtigsten Entwicklungslinien möglich war, das spricht doch nicht gar zu sehr gegen sie.

Ganz abgesehen aber davon ist es doch der Vorteil der Handlichkeit und Übersichtlichkeit, der so lange unsere Kenntnis keine bessere ist, gewiß auch nicht zu unterschätzen ist.

Nun möchte ich aber auch glauben, daß die Geißelverhältnisse nicht gar so inkonstant seien wie Scherffel meint, sondern daß sie auch dann gewisse Beziehungen oder Veränderungen charakterisieren.

Scherffel zeigt in seiner letzten (**23**, 322), an Tatsachenmateriale sehr wertvollen Arbeit, daß Formen mit einer Geißel oft auffallend ähnlich seien Formen mit anderen Geißelverhältnissen und daß ferner hier und da, im großen ganzen aber selten, derartige eingeißelige Formen eine kleine Nebengeißel entwickeln.

Bezüglich des ersten Einwandes verweise ich auf die Tatsache, daß die Konvergenz zwischen Gruppen der entlegendsten Reihen speziell bei den Flagellaten eine ungemein große sein kann. Wir finden völlig analoge Formen bei den grünen und bei den braunen und farblosen Monaden, abgesehen davon, daß ja die Konvergenz um so leichter möglich ist, je einfacher die Organisation ist.

Die zweite von Scherffel angeführte Tatsache, die ich selber aus gelegentlichen Beobachtungen bestätigen kann, gibt zu überlegen. Es ist Tatsache, daß einzelne Chromulinalen, unter vielen hier und da eine, eine kleine, oft merkwürdig träge Nebengeißel besitzen. Ich sah das wiederholt und doch scheinen mir diese Befunde nicht eigentlich gegen die Verwendung der Geißel für die Einteilung zu sprechen. Was wir viel zu wenig speziell bei den Chrysomonaden kennen, das ist der Teilungsvorgang in seinen Details. Das bringt die so schwierige Untersuchung des Materiales mit sich. Wir kennen die Teilung nur von wenigen Formen und auch da nur oberflächlich. Wir wissen nicht genau z. B. wie die neuen Geißeln für das zweite Individuum gebildet werden. Soviel ich erfuhr, tritt eine Spaltung der Geißeln zu Zwecken der Verdoppelung nur bei den fortgeschrittenen Formen auf. Das meiste, das ich von der Geißelvermehrung sah, spricht dafür, daß die zweite Geißel hervorsproßt. Die ersten Stadien sind oft ganz klein, oft ist nur ein kleines Hügelchen zu bemerken, erst später wächst die Geißel allerdings relativ rasch heran. — Abschließendes vermag ich darüber nicht zu sagen, meine Untersuchungen sind nicht abgeschlossen. Das Wachstum der neuen Geißel sistiert aber bei Störungen, ganz entsprechend der allgemeinen Labilität der Chrysomonaden. Die Sprossung der zweiten Geißel erschien unter dem Deckglase unter allen Fällen gehindert, in vielen Fällen gehemmt und es scheint mir ganz wohl möglich, daß die von Scherffel beobachteten vereinzelten Fälle zweigeißeliger Chromulinalen auf diese Weise eine recht natürliche Erklärung finden. Jedenfalls bedarf es einer genauen abschließenden Untersuchung des Teilungsvorganges, bevor derartige

abweichend bewimperte vereinzelte Formen gegen die Geißelsystematik eingewertet werden.[1])

Aber noch ein Problem spielt hier mit hinein. Die drei durch ihre Begeißelung charakterisierten Reihen sind phylogenetisch nicht gleich alt. Ich meine, daß zwischen Chromulinales einerseits und Ochromonadales andererseits Beziehungen in der Weise stattfinden, daß die Ochromonadalen aus den Chromulinalen, vielleicht polyphyletisch hervorgegangen sind; letztere wären demnach jünger als die Chromulinalen. Zu dieser Annahme drängt die Tatsache, daß einzelne Chromulinalen in ihren Protoplasten bereits Züge typischer Ochromonadalen zeigen und umgekehrt einfache Ochromonadalen solche mit einzelnen Chromulinalen gemeinsam haben. Dazu gehört beispielsweise die merkwürdige vordere schiefe Ausrandung, die viele Chromulinalen mit den Ochromonadalen gemeinsam haben, die bei den Ochromonadalen weiter durchgeführt wird und zu den Cryptomonaden (Phaeochrysidales) hinüberleitet.

Es ließen sich also die von Scherffel beobachteten Fälle auch phylogenetisch deuten. Diese Vorkommnisse ließen sich als Veränderungen auffassen, die im Zusammenhange mit der phylogenetischen Entwicklung standen. Als Rückschläge könnten Fälle gedeutet werden, wenn (eigene Beobachtung) sehr vereinzelte *Dinobryon*-Individuen keine Nebengeißel ausbilden. Chromulinalen mit einer kleinen Nebengeißel waren, abgesehen von der ersten plausibleren Deutung, progressive Veränderungen. Ich halte es auch gar nicht für ausgeschlossen, daß einzelne Ochromonaden ihre kleine Nebengeißel wieder reduziert haben: ich sah eine Chromulinale mit einer wunderschönen Mundleiste, die doch eigentlich für Ochromonaden nachgewiesen ist.

Aber auch diese exstremsten Fälle sprechen nicht gegen die Geißelsystematik als solche, denn jedes System, und wenn es noch so sehr die natürlichen Entwicklungslinien berücksichtigt, ist schließlich doch nur eine Form, in die all die Erzeugnisse eines unerschöpflichen Gestaltungstriebes mehr oder minder gewaltsam hineingepreßt werden, eine Form in die immer einzelne Individuen nicht hineinpassen. Das hängt aber wieder damit zusammen, daß kein System eine genaue Wiedergabe der phyletischen Beziehungen sein kann,

[1]) Ich darf nicht verschweigen, daß auch die merkwürdige dritte kleine Geißel der Scherffel'schen *Phaeocystis globosa* eine natürliche Erklärung gefunden hat. Büttner (1, 126) zeigte, daß bei seiner *Wysotzkia gladiociliata*, die sich durch die auffallend bandförmigen Geißeln so recht als Cryptomonade repräsentiert, die kleine dritte Geißel die „erste Anlage der neu auftretenden Geißeln" darstellt.

sondern daß sich, — und unsere Erkenntnis und auch unser Darstellungsvermögen wird immer endlich sein, System und phylogenetische Darstellung ergänzen müssen. —

In der Systematik der Samenpflanzen hält man es bereits seit langem so. Fälle, analog denen bei den Chrysomonaden, das vereinzelte Auftreten intermediärer Formen, werden aber hier nicht gegen das System als solches, soweit es verwandtschaftliche Beziehungen überhaupt zum Ausdrucke bringt, gedeutet, sondern für dieses. Bei wie vielen Phanerogamenreihen läßt sich nur für die Mehrzahl der Formen eine scharfe Charakteristik geben, in jeder Gruppe fallen einzelne Glieder über die Charakteristik hinaus und verbinden oft Gruppe mit Gruppe. Ich verweise, die Beispiele liegen mir gerade, da ich mich mit ihnen wiederholt beschäftige, auf einzelne Familien oft natürlicher Ordnungen der Monocotyledonen, ferner auf die Solanaceen. Und gibt es nicht gerade unter den größten Gruppen: Chori und Gamopetalen, Mono- und Dicotyledones einzelne Formen, die wenigstens in einigen Merkmalen einander sehr nahe kommen und die „Unterschiede“ verwischen — und ist deshalb das Einteilungsprinzip schlecht oder unnatürlich, — ganz im Gegenteil.

Überblicke ich all das, so scheint es mir am besten zu sein, an dem System, das ich für die Chrysomonaden gab, so lange festzuhalten, bis die Vorzüge desselben, die klare übersichtliche Anordnung, die scharfe Präzisierung der natürlichen Entwicklungslinien und der parallelen Entwicklungsetappen in diesen, aufgewogen werden durch ein „vollkommen natürliches“ System, das derzeit nicht erreichbar, vielleicht speziell bei den Chrysomonaden großenteils ein frommer Wunsch bleiben dürfte. Jedenfalls halte ich die Geißelverhältnisse für primärer, ihre Verwendung für die Systematik für ratsamer, als die zu subtile Betonung sekundärer biologischer Adaptionen z. B. der Rhizopodien, durch die vollkommen einheitliche Gattungen, deren Arten in der Art ihres Nahrungserwerbes abweichen, auseinandergerissen werden.

Die beweglichen Formen der Chrysomonaden.

a) Flagellaten.

Und nun zurück zu den Chrysomonaden. Die drei Reihen der Chrysomonaden haben sich in den wichstigsten Zügen völlig gleichsinnig entwickelt, dieselben Entwicklungsetappen finden sich in allen drei Reihen meist wieder. Wir finden überall zunächst einfache Formen meist nackte, oder zartere Periplasten, mit (wahrscheinlich) einfachem

Kern, einfachen Vacuolensystemen, — und Formen,[1]) die vorgeschritten sind, komplizierte Kernstrukturen zu besitzen scheinen, deutlichen, oft mannigfachen skulpturierten Periplasten, komplizierte Vacuolen und Pusulensysteme haben. Dieser Gegensatz findet sich besonders bei den ersten zwei Reihen der Chromulinales und der Isochrysidales. Den niederen Chromulinales, den Euchromulinaceen stehen gegenüber die Mallomonadaceae, den einfachen Isochrysidaceae die Euhymenomonadaceae. Bei der dritten Reihe, den Ochromonadalen, fehlen derzeit noch die komplizierteren Abschlußformen, den Euochromonadeae stehen keine abgeleiteten Formen gegenüber. Vielleicht nehmen mittelbar deren Stelle die sich von den Ochromonadalen vielleicht ableitenden Cryptomonaden ein.

Alle drei Reihen bilden Formen mit verschiedenen Gehäusen: zarte, manchmal mittelbar mit der Aufnahme animalischer Ernährung in Zusammenhang stehende Gehäuse, die verschieden hohe Entwicklung zeigen: die Lepochromulineae, Lepisochrysideae, Lepochromonadeae, die völlig korrespondierende Entwicklungsstufen und gleichsinnige Adaptionen darstellen. Koloniebildung in der verschiedensten Form findet sich in allen drei Reihen, in allen Entwicklungsetappen, den niederen Stufen, wie den abgeleiteten Abschlußformen; die nackten wie die Gehäuse bildenden Monaden bilden Kolonien, immer nach denselben räumlichen und geometrischen Prinzipien.

Nicht ausgeprägt ist die Koloniebildung nur bei den niederen Chromuninales, Ansätze finden sich wiederholt, definitiv scheint sie hier nicht geworden zu sein.

Am vielgestaltigsten erscheinen die niederen Chromulinalen. Hier tritt eine völlig isolierte Gruppe auf mit noch undifferenziertem Chromatophoren, bei der der Farbstoff auf nicht scharf begrenzte konsistentere Plasmastränge beschränkt ist (Chrysapsidaceae), eine andere Gruppe besitzt ganz platte Protoplasten (Sphaleromantideae), nur die Chromulinalen haben bewegliche Formen ausgebildet ver-

[1]) Diese beiden Entwicklungsetappen stehen sich nicht unvermittelt gegenüber. Es gibt Übergangsformen, wie es ja notwendig ist. Ebenso wie einige höhere Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) die Schlundorganisation erst angedeutet haben, ebenso finden wir Chrysomonaden mit deutlichen Periplasten, ohne daß das Vacuolensystem ebenfalls in seiner Entwicklung Schritt mitgehalten hätte. So finden sich einzelne Mallomonaden mit zahlreichen Vacuolen ohne besonders differenzierte Apicalblase. Die einzelnen Arten von *Synura* weisen gerade darin Differenzen auf. Ich darf auch nicht verschweigen, daß die meisten Flagellaten der zweiten Organisationshöhe viel größere Dimensionen haben, als die der ersteren.

gleichbar den Trachelomonaden oder *Coccomonas*, mit festem, fast völlig schließendem starkem Panzer, die Kytochromulineae (*Chrysococcus*).

b) Rhizopoden.

Die Untersuchungen Scherffel's (**24**) und die vorstehenden Studien über *Synura* haben gezeigt, daß bei einzelnen Chrysomonaden fakultativ die Bildung von Rhizopodenstadien stattfinden kann. Dieses Rhizopodenstadium kann vorübergehend oder mehr dominierend sein, in einzelnen Fällen stellt es die ontogenetische Abschlußform dar. Scherffel (**24**, 299) zeigte, daß wahrscheinlich einzelne Ochromonaden und Chromulinalen rhizopodiale Stadien bilden können, die oft wieder in koloniale Verbände treten können. Wahrscheinlich ist die Fähigkeit rhizopodiale Stadien zu bilden bei den Chrysomonaden allgemeiner verbreitet. Mit der vorschreitenden Kenntnis werden sich wohl viele chrysamöbenartige Zustände ontogenetisch mit bestimmten Chrysomonaden in Beziehung bringen lassen; für andere, bei denen die rhizopodialen Stadien Abschlußformen sind, wird die Entwicklungsgeschichte Aufschluß geben, ihre propagativen Schwarmstadien werden uns eine Einordnung ermöglichen. Bei einzelnen werden uns auch die nächstverwandten Arten, die die Geißel nicht zugunsten der Rhizopodenform reduzieren, leiten (*Chrysopyxis*). Nur wenige werden wohl die beweglichen Stadien für immer reduziert haben.

Die Rhizopodenstadien sind, soweit sie nicht auf Grund ihrer nächstverwandten Formen und ihrer Schwärmerformen in eine der drei Chrysomonadenreihen einzuordnen sind, am besten als eine provisorische Gruppe zusammenzufassen: die Rhizochrysidinae, eine Gruppe, die sich bei der vorschreitenden Kenntnis auflösen wird dadurch, daß sich einzelne nach ihrer Entwicklungsgeschichte und ihrer Schwärmerform als ursprüngliche Chromulinen (Rhizochromulineae), als Isochrysidinen (Rhizisochrysidinen), Ochromonaden (Rhizochromonadeae) entpuppen. Daher tun wir wohl am besten, vorderhand Lauterborn's *Chrysidiastrum* und Scherffel's *Chrysostephanosphaera* hier einzustellen. Die Rhizochrysidinen, die keine Schwärmer mehr ausbilden sollten, müßten wohl am besten als solche weitergeführt werden.

Die weitestgehende Ausbildung haben die Pseudopodien bei einzelnen Chromulinalen erfahren, die mittels Stiel oder Gehäuse fixiert, die am Vorderrande des Protoplasten lokalisierten Pseudopodien zu förmlichen Tentakelkränzen und Reusenapparaten umgebildet haben

und die die offenbar in Reduktion begriffene Geißel beibehalten haben: die Cyrtophoraceae.

Blaue und apochromatische Formen.

Die bis jetzt besprochenen Chrysomonaden waren vorherrschend braun, in huminsauren oder sonst an organischen Substanzen reichen Wässern sind sehr mehr grün, — einzelne rötliche Varianten findet man immer in größerem Materiale ebenso wie mehr blaugrüne. Dasselbe ist ja auch bei der zweiten Gruppe der Chromomonaden der Fall. Nun gibt es aber Chrysomonaden die ihre blaugrüne bis blaue Färbung fixiert haben. Ich erwähnte bereits vor 10 Jahren eine merkwürdige blaue Monade, mit muldenförmigem Chromatophor und zwei Geißeln. Eine zweite mehr walzliche Form fand sich in den Teichen des Hirschberger Teichgebietes in Böhmen. Auch blaugrüne Chromulinen, die bis auf die Färbung typische Chrysomonaden waren — sind mir bereits untergekommen. Diese Formen haben wir wohl als kleine Seitenzweige der normalen Ausbildung aufzufassen, die diese sonst nur gelegentlich auftretenden Farbenvarianten dauernd fixiert haben. Diese blauen bis blaugrünen Monaden nehmen ihren braunen Verwandten gegenüber genau dieselbe Stellung ein wie unter den Phaeochrysidales (Cryptomonaden) die Gattungen *Chroomonas* und *Cyanomonas* gegenüber *Cryptochrysis*, *Wyssotzkia* u. a.

Damit sind die assimilationsfähigen Chrysomonaden erschöpft.[1]) Nun haben aber die an Tatsachenmaterial so wertvollen Untersuchungen Scherffel's (24, 327) die bereits früher ausgesprochene Vermutung, daß ein Teil der farblosen Flagellaten nichts anderes sei als farblos gewordene Chrysomonaden, glänzend bestätigt. Es sind dies Formen, die sich vom Chromatophor in ihre veränderte Lebensweise oft nur mehr den Augenfleck hinübergerettet haben, die sich aber wie Scherffel überzeugend zeigte durch die Art ihrer Cysten als echte Chrysomonaden dokumentieren. Cienkowsky (3) und Prowazek (22) wiesen, ersterer für *Monas vulgaris*, letzterer für *Monas vivipara* Cysten nach, die erst Scherffel als völlig übereinstimmend mit denen der Chrysomonaden erkannte, die sich mit diesen bis in die feinsten Details decken: *Monas vulgaris* und *Monas vivipara* sind demnach farblos gewordene Ochromonaden, wofür ein weiterer glänzender Beweis der Umstand ist, daß Scherffel an

[1]) Auf die Silicoflagellaten und Coccolithophoriden komme ich später noch zurück.

einer *Ochromonas* dieselbe Mundleiste nachweisen konnte, wie sie bei *Monas* vorzukommen pflegt. Ebenso besitzt ferner *Anthophysa* dieselben Cysten, ist daher ebenfalls als apochromatische Chrysomonadine anzusprechen; einzelne *Oikomonas*-Arten besitzen trotz ihrer Farblosigkeit als Assimilat das Leucosin der Chrysomonaden, andere einen Augenfleck.

Jedenfalls ist der Nachweis erbracht, daß Chrysomonaden auch farblose Parallelformen ausbilden können und es ist daher wohl wenigstens ein Teil von *Oikomonas* als farblos gewordene *Chromulina*, ein Teil von *Monas* als farbloser *Ochromonas* ebenso wie *Anthophysa* aufzufassen.

Die farblosen Parallelreihen der Chromulinen und der Ochromonaden könnte man deshalb, weil sie heterotroph geworden sind, als Heterochromulineae und Heterochromonadeae bezeichnen, zu ihnen müßte dann die zu *Chromulina* parallele farblose Gattung *Heterochromulina* (mit *H. ocellata* = *Oikomonas ocellata* Scherffel), zu letzterer *Heterochromonas* (mit *Heterochromonas vivipara* = *Ochromonas vivipara* Scherffel = *Monas vivipara* Ehrbg. und *Heterochromonas vulgaris* = *Ochromonas vulgaris* Scherffel = *Monas vulgaris*) und wahrscheinlich auch noch andere gestellt werden. Zu den Heterochromonaden gehört dann auch *Anthophysa* und, wie ich mich erst jüngst überzeugen konnte, *Dendromonas* und *Cephalothamnion*.

Somit wären auch die braunen Chrysomonaden ganz parallel zu den Cryptomonaden und den grünen Flagellaten nach der einen Richtung hin bei farblosen Formen gelandet.

Die „unbeweglichen" (palmelloiden) Chrysomonaden.

Die Chrysomonaden blieben aber nicht bei der Ausbildung beweglicher, mannigfacher modifizierter Formen vom Flagellaten oder Rhizopodentyp stehen. Wie alle anderen Monaden haben sie auch Formen ausgebildet, deren Leben sich größtenteils in unbeweglichen von verschieden strukturierter Gallerte eingehüllten Stadien verbringen und den beweglichen Zustand zugunsten dieses unbeweglichen oft weitgehend reduzieren und nur zu Zwecken der Propagation die Schwärmerform ausbilden. Das haben die grünen Monaden (Chlamydomonaden) gemacht und die Tetrasporalen ausgebildet, dasselbe tun auch, wie noch später gezeigt werden soll, die Phaeochrysidalen (die Cryptomonaden). Zu solchen Palmellastadien ist der Übergang ganz vermittelt.

Speziell bei den Chrysomonaden ist dieses Palmelloidwerden ganz

einzig schön zu sehen. Die Sache beginnt damit, daß bei der Teilung in beweglichem Zustande Gallerte gebildet wird, die die Tochterindividuen eine Zeitlang umhüllt und beisammen hält, die aber die Bewegungsfähigkeit hindert, wie es zum Beispiel bei *Pyramidochrysis* (Pascher, **17**) schön zu sehen ist. Nach der einen Seite führt dieses Verhalten, ich verweise auf meine diesbezügliche kleine Abhandlung (Pascher, **15**) zur Bildung vorübergehender und wohl auch dauernder Kolonien. Auf der anderen Seite aber führt dieses Verhalten auch zur Ausbildung der Unbeweglichkeit; diese Gallertstadien sistieren schließlich die Lokomotion (Textfig. 7). Formen wie *Chromulina*

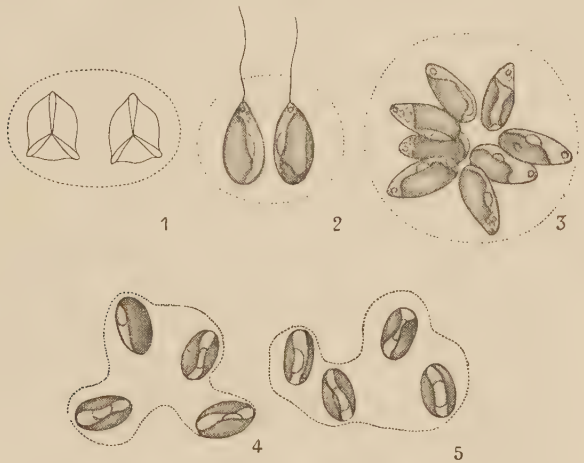


Fig. 7.

Verschiedene Chrysomonaden, die sich im beweglichen Zustande der Länge nach teilen, dabei aber dicke Gallerthüllen ausbilden und damit einerseits die Koloniebildung, andererseits die Palmellen einleiten.

1. *Pyramidochrysis modesta* Pascher.
2, 3. *Chromulina hokeana* Pascher (bei 3 sind die Teilungsprodukte dreier Teilungen durch Gallerte zusammengehalten).
4, 5. *Ochromonas sociata* Pascher, die Einzelindividuen kurz vor dem Austreten aus der Gallerte.

(Aus Pascher, „Über einige Fälle vorübergehender Koloniebildung bei Flagellaten". Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVIII.)

nebulosa, *Ch. mucicola*, bei denen die Einzelindividuen ebenso leicht bewegungslose Stadien liefern, wie sie wieder selbstbeweglich werden, sind wohl interessante Mittelglieder. Unter bestimmten äußeren Faktoren bilden wohl alle Chrysomonaden „Palmellen", ich verweise auf die vorstehend beschriebenen Palmellen von *Synura*, auf die seinerzeit für *Ochromonas* wahrscheinlich gemachten. Schließlich

dominiert der unbewegliche palmelloide Zustand gegenüber dem beweglichen. Das war bei einer Form der Fall, die ich länger studierte, die kleine klumpige, schwach verästelte Gallertlager bildete, in denen kleine braune abgekugelte Monaden mit Augenfleck und kontraktilen Vacuolen regellos lagen, eine Form, zu der ich später die Diagnose gebe und die ich als *Chrysocapa* bezeichnen werde. Eine derartige Form ist vielleicht auch *Phaeosphaera* West, während dessen *Phaeococcus*, — der gar nichts mit dem eigentlichen *Phaeococcus*, der zu den Cryptomonaden gehört, zu tun hat, — vielleicht nur eine fakultatives Palmellastadium irgendeiner Crysomonade ist. Im großen Ganzen wird es überhaupt schwer sein zu entscheiden, ob die vorliegende Form ein dominierender oder fakultativer Palmellazustand ist und zu so weitgehend modifizierten Gattungen, wie sie unter den parallelen Tetraporalen zu finden sind, scheinen es die meisten hierhergehörigen Formen der Chrysomonaden nicht gebracht zu haben.

All diese Abkömmlinge der Chrysomonaden, bei denen das Palmellastadium das normal vegetative ist, möchte ich als Chrysocapsales zusammenfassen, die niederen ohne differenziertes, relativ gleichmäßigem Wachstum als Chrysocapsaceen, während die vorgeschrittene, mit differenziertem Wachstum, mit Spitzenwachstum ausgestattete Reihe, die die Chrysocapsales abschließt, die Hydruraceae sind.

Mit den Hydruraceae schließt, soweit wir wissen die Entwicklung der Chrysomonaden überhaupt; *Hydrurus* scheint der Grenzstein der Chrysomonaden nach obenhin zu sein, und ob wir *Hydrurus* noch als Flagellat oder schon als Thallophyt als Alge bezeichnen, das ist gegenüber der phylogenetischen Ableitung irrelevant, obwohl sich speziell an *Hydrurus* der Streit darüber weitergesponnen hat ohne begreiflicherweise zu einem geklärten Ende zu führen.

Die einzelnen Chrysomonadengruppen finden sich in der angehängten Tabelle zusammengestellt, die auch über die mehr scheinbar, als tatsächlich verwickelten Beziehungen Aufschluß gibt. Aus ihr lassen sich auch die Entwicklungsparallelismen herauslesen, obwohl jede derartige Darstellung nur einen Teil der tatsächlichen Beziehungen darstellen kann. So konnte nicht direkt angedeutet werden die Existenz von Übergangsformen zu den Chrysocapsales, zu den Rhizochrysidinen. Die hier gegebene Übersicht weicht von der in den Chrysomonaden des Hirschberger Großteiches (Pascher, 26) ab, durch die seinerzeit durchgeführte Zusammenziehung der Gattungen *Pedinella*, *Cyrtophora* und *Palatinella* zur

natürlichen Gruppe der *Cyrtophoraceae* und deren Einordnung in die Chromulinales, durch die Mitberücksichtigung der blauen und apochromatischen Formen, durch die Angliederung der Rhizochrysidinen und der Chrysocapsales, unter denen sich jetzt auch die dort unter den Chromulinales befindlichen Hydruraceae befinden.

Nun gibt es noch zwei Reihen assimilationsfähiger brauner Flagellaten, die Silicoflagellaten und die Coccolithophoroiden, erstere von Borgert (2) und Lemmermann (7), letztere von Lohmann (8) studiert. Erstere bilden zierliche, oft durchbrochene, nicht selten radiär gebaute Kieselpanzer aus, die anderen Gehäuse, die oft in kompliziertester Weise aus verschieden gestalteten Kalkstäbchen und Kalkcylindern zusammengesetzt sind. Beide sind marin. Die Silicoflagellaten stehen sicher mit den Chrysomonaden in Beziehung. Wir finden ganz analoge Gehäusebildungen, wenn auch nicht bei beweglichen echten Chrysomonaden, doch bei deren Dauerzuständen. Ich verweise auf die merkwürdigen morgensternartigen Cysten, die Iwanoff (10) für die Ochromonade *Uroglena* nachwies und die in ihrer Konfiguration lebhaftest an die Gehäuse einzelner Silicoflagellaten erinnert. Bei den Chrysomonaden treten aber derlei Panzer nur bei den Ruhezuständen auf. Jedenfalls ist die Bildungsfähigkeit solcher Gehäuse weiter als bei den Silicoflagellaten verbreitet und wir könnten ungezwungen die Silicoflagellaten als eine Chrysomonadenreihe auffassen, die diese Kieselpanzer nicht nur im unbeweglichen Zustande, sondern auch im beweglichen Zustande ausgebildet hätten. Ob dabei die Silicoflagellaten monophyletisch oder polyphyletisch von den Chrysomonaden abgezweigt sind, das ist wohl nimmer zu entscheiden, — ich halte letzteres für das Wahrscheinlichere. Jedenfalls ist gerade diese Frage für die Silicoflagellaten ziemlich gleichgültig, sie sind eine derart einheitliche, wenn auch sekundär organisierte Gruppe, daß sie trotz ev. nachgewiesener Polyphylie doch als Einheitliches betrachtet werden müßten.

Dasselbe halte ich auch von den Coccolithophoroiden. Sie sind wohl ebenfalls, vielleicht als polyphyletischer Seitenast der braunen Flagellaten zu betrachten, der uns aber in seinen sekundären Adaptionen völlig einheitlich durchgebildet erscheint, und der wohl am besten als systematische Einheit zu betrachten ist. Jede zu weit getriebene Spekulation zerstört bei derartigen einheitlichen Seitenästen den natürlichen Eindruck. — Gesehen und selber studiert habe

ich noch keine dieser beiden Gruppen, es gebrach mir bis jetzt an Gelegenheit hierzu.

B. Die *Phaeochrysidales* (*Cryptomonadinae*).

Die beweglichen Formen.

Über diese kann ich mich relativ kurz fassen. Ich habe vor kurzem eine vorläufige Darstellung dieser Gruppe (Pascher 18) gegeben, auf die ich bezüglich der näheren Details verweise. Wesentliches habe ich der dort gegebenen Darstellung eigentlich nicht zuzufügen.

Die Phaeochrysidalen gehen vielleicht auf die Chrysomonaden zurück und werden als relativ selbständiger Seitenzweig derselben aufzufassen sein. Dafür spricht der anscheinend gleiche Farbstoff, der dieselben Variationen wie bei den Chrysomonaden zeigt. Auch in bezug auf die Assimilate ist ein Übergang vorhanden. Wir finden bereits bei einigen Chrysomonaden kleine Körnchen fester Assimilate, die amyloider Natur zu sein scheinen, sich mit Jod genau so färben wie die amyloiden Körner der niederen Cryptomonaden. Diese setzen gewissermaßen in der Assimilation mit diesen amyloiden Substanzen ein und bringen es schließlich bis zur echten Stärke.

Der spezielle Anschluß an die Chrysomonaden scheint mir bei den Ochromonaden zu suchen zu sein. Hier findet sich bereits das charakteristische, schief ausgerandete Vorderende, hier tritt bereits die Furche angedeutet auf und auch hier dieselben beiden ungleichen Geißeln. Vielleicht weist auch die schiefe Mundleiste der Ochromonaden, die erst kürzlich durch Scherffel (24, 332) an einer *Ochromonas*-Art nachgewiesen wurde, darauf hin. Die Geißeln der Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) sind mehr bandförmig, ungleich lang und inserieren immer in der Furche, geht die Furche über das Apicalende, so apical, liegt die Furche äquatorial, dann natürlich seitlich median. Im letzteren Falle ist die eine nach vorwärts, die andere nach rückwärts gerichtet. Die Teilung erfolgt bei vielen Formen im unbeweglichen Zustande.

Auch hier ist der Gegensatz zwischen ursprünglicheren, einfacheren und abgeleiteten vorgeschritteneren Formen zu beobachten, genau so vermittelt wie bei den Chrysomonaden. Die niederen Formen, nicht selten metabolisch, haben zarte Periplasten, ihre Furche ist noch nicht median zu einem Schlund vertieft. Solche Formen sind *Cryptochrysis* und *Wyssotzkia*, die so lange als Chrysomonade geführt wurde, sich aber als typische Phaeochrysidale charakterisiert.

Einzelne dieser niederen braunen Formen haben sich an Endozoismus angepaßt, sie leben symbiontisch in Protisten, in Radiolarien u. dgl. — Sie bilden „Zooxanthellen", die gewiß nicht einheitlich, nur einen biologisch gleichen Typ brauner Monaden darstellen. Soweit diese Zooxanthellen, diesen Begriff möchte ich nur biologisch auffassen, echte Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) sind, habe ich sie zusammengefaßt zur Gattung *Chrysidella*, von der derzeit drei Arten näher bekannt sind (*Ch. nutricola*, *Ch. schaudinni*, *Ch. brandtii*).

Eine andere Gattung besitzt die Furche nicht mehr minder longitudinal über das Apicalende verlängert, sondern die Furche ist in die Äquatorialebene herabgerutscht, die Geißeln stehen seitlich, *Protochrysis*.

Diese bis jetzt erwähnten Formen schlagen, soweit sie mir zur Beobachtung kamen, nicht selten um nach Blaugrün bis Blau, oder ins Rötliche. In zwei Gattungen ist die blaugrüne bis blaue Färbung fixiert worden in *Chroomonas* (mit 1—2 großen Chromatophoren) und *Cyanomonas* (mit zahlreichen kleinen Chromatophoren).

Die rote Variante scheint fixiert in der Gattung *Rhodomonas*, die allerdings die primitiven bis jetzt betrachteten Formen überholt hat.

Neben diesen bis jetzt besprochenen, derzeit bekannten niederen Formen gibt es in unserem Süßwasser eine ganze Reihe noch unbekannter hierhergehöriger Formen.[1])

Die Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) sind in ihrer Entwicklung genau so wie die Chrysomonaden vorgeschritten, sie bilden derzeitige Abschlußformen mit derben, oft gestreiften und kontraktionsfähigen Periplasten aus, der Kern scheint komplizierter zu sein und die Furche hat sich median zu einem verschieden tief reichenden Schlunde vertieft, der sogar oft dieselbe pflasterartige Auskleidung zeigt, wie die Furche.

Soweit diese abgeleiteten Formen braun sind und die Furche longitudinal, also Schlund und Geißeln mehr apical haben, sind sie als *Cryptomonas* zu bezeichnen und nur auf diese abgeleiteten Formen ist der Name anzuwenden. Innerhalb der Gattung *Cryptomonas* ist ein deutliches Zunehmen der Schlundorganisation zu bemerken. Auch die seitlich begeißelten Cryptomonaden, ähnlich *Protochrysis* sind zu derart vorgeschrittenen Formen gekommen, *Nephroselmis* entspricht unter den seitlich begeißelten Cryptomonaden dieser zweiten Organisationshöhe. Es steht *Nephroselmis* der Gattung *Protochrysis*

[1]) Hierher gehört auch höchstwahrscheinlich die von Senn als *Nephroselmis* angesprochene braune Monade (= *Sennia* vgl. Pascher, Zeitschr. f. wiss. Zool. C, 177).

so gegenüber wie *Cryptomonas* der Gattung *Cryptochrysis* oder *Wyssotzkia*. Auch *Rhodomonas* scheint an dieser Entwicklung beteiligt zu sein und entspricht im allgemeinen mehr der zweiten Organisationsstufe.

Apochromatische Formen.

Nun bilden aber die Phaeochrysidalen genau so heterotrophe Parallelformen aus wie die Chrysomonaden; auch hier sind einzelne Formen farblos geworden. Genau bekannt sind erst die farblosen Parallelformen der zweiten Organisationsstufe, die mit Periplast und Schlund, deshalb wahrscheinlich, weil sie wegen ihrer Organisation leicht als Phaeochrysidalen angesprochen werden können. Es gibt aber gewiß auch farblose Parallelformen der ersten Reihe. Die hierhergehörigen farblosen Gattungen der zweiten Organisationsstufe sind *Chilomonas*, *Cyathomonas*.[1]) Bezüglich *Oxyrrhis* wurde erst in jüngster Zeit der Nachweis erbracht (Senn, 28), daß wir es hier mit einer Gymnodiniacee zu tun haben.

Von anderen bekannten Formen möchte ich *Phyllomitus* als eine heterotroph gewordene hierhergehörige Form ansprechen: der dorsiventrale Protoplast, die bandförmigen Geißeln sprachen dafür.

Die freibeweglichen Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) sind noch wenig studiert.

Die palmelloiden Formen (*Phaeocapsales*).

Andere bewegliche Phaeochrysidalen (Cryptomonaden) kennen wir derzeit nicht sicher. Dagegen hat sich herausgestellt (vgl. meine diesbezügliche Arbeit **18**), daß der größere Teil der Phaeocapsaceen phylogenetisch mit den Phaeochrysidalen zusammenhängt. Der größere Teil der Phaeocapsaceae sind nichts anderes als Phaeochrysidalen, die ihr bewegliches Stadium zugunsten der mehr dominierenden Palmella oder des subcellulären Stadiums zurückgedrängt haben, die also zu den beweglichen Formen der Chryptomonaden dieselbe Stellung einnehmen, wie die Tetrasporales zu den Chlamydomonadaceae, die Chrysocapsales zu den Chrysomonadinae. Die Phaeocapsalen sind verschiedenfach organisiert, entweder mehr minder regelmäßige Gallertklümpchen, oder kleine Flächen, bei den vorgeschrittensten Formen bereits kleine, verzweigte Zellfäden. Hierher gehört *Phaeoplax*

[1]) Bezüglich welcher in allerletzter Zeit von Ulehla (**30**), für die von Bütschli geäußerte, von mir wieder aufgenommene Auffassung von *Cyathomonas* als Cryptomonade, überzeugende morphologische Beweise erbracht wurden.

(*Phaeococcus marinus* Reinisch), *Phaeococcus*, *Phaeocystis* (z. T.), *Naegeliella* und die derzeitige Höchstentwicklung *Phaeothamnion*, das bereits verzweigte Zellfäden und geschlechtliche Fortpflanzung hat. Auf die Beziehungen der Phaeocapsaceen und damit der Phaeochrysidales zu den Braunalgen kann ich hier nicht eingehen, ich möchte nur darauf hinweisen, daß einerseits die Braunalgen Schwärmer besitzen, die seitlich begeißelten Cryptomonaden (wie z. B. *Protochrysis*) bis in kleine Details ähneln, — andererseits die Phaeochrysidalen in *Phaeothamnion* bereits Formen ausbilden, die Zellfäden und geschlechtliche Fortpflanzung haben, also als Algen angesprochen werden können.

Mit den Phaeochrysidalen hängen aber auch, wie in einer kleinen Arbeit gezeigt werden mag, wahrscheinlich die Dinoflagellaten zusammen.

Damit erscheinen die uns derzeit sich offenbarenden Beziehungen der braunen Flagellaten untereinander erschöpft. Im allgemeinen ist hier bei den braunen Flagellaten noch ungeheuer viel zu erarbeiten, jede neue Untersuchung liefert neue Perspektiven und trotz aller Hydrobiologie liegt ein ernsthaftes Studium der einzelnen Gruppen noch schwer danieder.

Prag, Deutsches botanisches Institut, August 1911.

Übersichtstabelle über die braunen Flagellaten.

Chromomonadinae KLEBS.

Chrysomonadinae

	Chromulinales	Isochrysidales	Ochromonadales
Flagellatenstadium dominierend	**Chrysapsidaceae** (Chromatophor undifferenziert) *Chrysapsis*	**Isochrysidaceae** (einfache Organisation)	**Euochromonadaceae** (einfache Organisation)
	Euchromulinaceae (Chromatophor undifferenziert) **Chromulineae** (optischer Querschnitt ± rund) *Chromulina Pyramidochrysis*	**Isochrysideae** (ohne Panzer, ohne Gehäuse) solitariae (einzelnlebende Formen nicht bekannt)	**Ochromonadeae** (ohne Gehäuse) solitariae *Ochromonas*
	Sphaleromantideae (Protoplast flach) *Sphaleromantis*	aggregatae (koloniebildend) *Synerypta*	aggregatae *Uroglenopsis Uroglena Cyclonexis*
	Kytochromulineae (mit dicker Schale) *Chrysococcus*		
	Lepochromulineae (mit Gehäuse) *Kephyrion Lepochromulina Stylococcus Chrysopyxis*	**Lepisochrysideae** (mit Gehäuse) *Stylochrysallis Derepyxis*	**Lepochromonadeae** (mit Gehäuse) *Poteriochromonas Stylopyxis Dinobryon Hyalobryon*
	Cyrtophoreae (m. Tent.-Kranz; festsitz.)		
einfache Organisation, einfacher Periplast und Kern; einfaches Vacuolensystem	**Heterochromulineae** (heterotroph) *Heterochromulina* — blaue Formen bekannt	heterotr. Formen noch nicht sichergest. — blaue Formen bekannt	**Heterochromonadeae** (heterotroph) *Heterochromonas Anthophysa Dendromonas Cephalothamnion* — blaue Formen noch unbekannt
vorg. Organisation, differenz. Periplast u. Kern; kompliz. Vacuol. od. Pusulen	**Mallomonadaceae** M. solitariae (einzelnlebend) *Mallomonas Microglena*	**Euhymenomonadaceae** solitariae *Hymenomonas*	fehlend
	M. aggregatae (koloniebildend) *Chrysosphaerella*	aggregatae *Synura Chlorodesmus*	
Rhizop.-stadium	Rhizochromulineae *Chrysamoeba*	**Rhizochrysidinae** *Chrysostephanosphaera* / *Chrysidiastrum*	(unbekannter Anschluß)
Palmellastadium		**Chrysocapsales** **Chrysocapsaceae** (unbestimmtes Wachstum) *Chrysocapsa Phaeosphaera*	
		Hydruraceae (Spitzenwachstum) *Hydrurus*	

Coccolithophoroidae

Silicoflagellatae

Protochrysis (*Sennia*) — endozoisch — *Chrysidella* (*Zooxanthella z. Teil*) — (rötlich bis rotbraun)

Rhodomonas pelagica baltica

Nephroselmis

Phyllomitus? [1])

[1]) wahrscheinlich niedere Organisation

Phaeo chrysi

Cryptomon

unbeka

Phaeocan

Phaeocap

unbest. Wa

Phaeop

Phaeoc

Phaeocc

Naegeliell

Phaeotham ceae

Fäden, gese

Fortpflan

Phaeotha

Literaturverzeichnis.

1) Büttner: Die farbigen Flagellaten des Kieler Hafens. Wiss. Meeresuntersuch. Kiel Bd. 12 p. 121—133.
2) Borgert: Über die Dictyochiden etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61 p. 629.
3) Cienkowsky: Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Schulze's Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI (1870).
4) Hamburger, Cl.: Studien über Euglena Ehrenbergii etc. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. 1911.
5) Klebs: Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60 1892.
6) Lauterborn: Pseudopodien bei Chrysopyxis. Zool. Anz. Bd. 38 (1911), p. 46—51.
7) Lemmermann: Silicoflagellatae. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 19 p. 247.
8) Lohmann: Die Coccolithophoroiden. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 (1892) p. 89.
9) Lotsy: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena (Fischer) 1907.
10) Oltmanns: Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I, II Jena 1905.
11) Pascher: Zur Algenflora des südlichen Böhmerwaldes. Lotos Prag Bd. 23 (1903) p. 161—211 (210).
12) —: Über die Zoosporenreproduktion von Stigeoclonium. Österr. bot. Zeitschr. 1906.
13) —: Einige neue Chrysomonaden. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27 (1909) p. 246—254.
14) —: Über merkwürdige amöboide Zustände bei einer höheren Grünalge. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 28 (1910) p. 339—350.
15) —: Über einige Fälle vorübergehender Koloniebildung. Ber. d. bot. Ges. Bd. 28 (1910) p. 339—350.
16) —: Cyrtophora, eine neue tentakeltragende Chrysomonade. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 29 (1911) p. 112—125.
17) —: Pyramidochrysis, eine neue Gattung der Chrysomonaden. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27 (1909) p. 555—562.
18) —: Über die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 29 (1911) p. 193—203.
19) —: Chrysomonaden des Hirschberger Großteiches. Leipzig (Klinkhardt) 1910.
20) —: Untersuchungen über die Schwärmer einiger Grünalgen. Bibliotheca bot. Bd. 67 Stuttgart 1907.
21) Penard: Multicilia et ses flagelles. Rev. suis de Zool. Bd. 11 1903.
22) Prowazek: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. II.
23) Reinisch, O.: Eine neue Phaeocapsacee. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 29.
24) Scherffel: Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonaden. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911 p. 299—344.
25) —: Kleiner Beitrag zur Phylogenie usw. Bot. Zeitg. 1901.
26) —: Einiges zur Kenntnis von Schizochlamys. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a p. 793.
27) Senn: Flagellaten in Engler-Prantl Nat. Pflanzenf. I. Teil 1 Abt. p. 95—188.
28) —: Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Euflagellaten usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97 p. 605—672.

29) Steuer: Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 (1903) p. 126—137.
30) Ulehla: Die Stellung der Gattung Cyathomonas im System der Flagellaten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 29 p. 284.
31) Walz: Über die Entleerung der Zoosporangien. Bot. Zeitg. Bd. 28 (1870) p. 690.
32) West: A treatise of british fresh water Algae. Cambridge 1904.

Tafelerklärung.

Tafel 9.

Fig. 1 u. 2. Ausschlüpfende Protoplasten (Hülle halb schematisiert).

Fig. 3. Eingeklemmter Protoplast.

Fig. 4. Freigewordener Schwärmer mit (abweichend) mehreren Vacuolen.

Fig. 5—8. Protoplasten freigewordener Schwärmer.

Fig. 9—12. Zunehmende Amöboidie einzelner Schwärmer unter gleichzeitiger Auflösung der Geißeln.

Fig. 13—16. Amöboide Formen, die teilweise bereits als „Amöben", teils als Schwärmer, die erst später zu „Amöben" wurden, aus der Hülle schlüpften.

Fig. 17 u. 18. Beginnende Rhizopodienbildung.

Fig. 19 u. 20. Extrem ausgebildete Rhizopodenstadien.

Fig. 21 u. 22. Beginnende Palmellastadien.

Fig. 23. Ein Teil eines „Palmella"lagers.

Fig. 24 u. 25. Zarte Periplasten isoliert auftretender Monaden, die in ihrem weiteren Entwicklungsverlaufe zu „*Synura*-Zellen" werden.

Fig. 26 u. 27. Aufeinanderfolgende Stadien der Einziehung resp. Einschmelzung der Geißel (halbschematisch).

Fig. 28 u. 29. Merkwürdige gestielte Formen, die einer gestielten festsitzenden *Synura*-Zelle im höchsten Grade gleichen und zu mehreren, 2—4 beisammen, festem Substrate aufsitzen.

Vergrößerung: Figg. 1, 2, 4, 13, 14, 15—20, 24, 25, 2×1300.

Figg. 3, 5, 11, 12, 21—23 2×1600.

Figg. 6—10, 28 $1400 \times$.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Systematik adriatischer Nubecularien, Spiroloculinen, Miliolinen und Biloculinen.

Von

Hans Wiesner

in Wolfschlinge-Aussig (Böhmen).

(Hierzu 4 Textfiguren.)

An erster Stelle gebe ich meinem aufrichtigen Danke Ausdruck, den ich Herrn Dr. Thilo Krumbach, Direktor der zoologischen Station in Rovigno schulde, der die Durchführung meines, anläßlich einer Dalmatienreise gefaßten Entschlusses, die Foraminiferen der österreichischen Adria erschöpfend festzustellen, nicht nur in der zuvorkommendsten Weise gefördert, sondern durch Aufstellung eines Arbeitsplanes, Überlassung eines sorgfältig gewählten Materiales, und durch manchen wertvollen, dem Schatze seiner reichen Erfahrungen entstammenden Rat, eigentlich erst ermöglicht hat.

Die Grundproben, welche bei der systematischen Feststellung der Foraminiferen der österreichischen Adria zuerst bearbeitet wurden, gehören der untergetauchten Litoralregion (**1**)[1]) der Buchten an der Westküste Istriens an, und stammen aus $1^1/_2$—2 m Tiefe, dem Horizonte der Höchstentwicklung der Fauna und Flora dieser Region. Daß die Foraminiferen hier tatsächlich leben, dürfte dadurch zur Genüge bewiesen sein, daß in allen Proben (2) fast alle wohlerhaltenen Individuen Protoplasma enthielten, und nach einiger Ruhe nach der Reise, an die Oberfläche des Grundes kamen, und an

[1]) Die fettgedruckten Zahlen in Klammern beziehen sich auf Bemerkungen am Schlusse dieses Artikels p. 235 u. f.

den Wandungen der Gläser emporkrochen. Obwohl sie nur einen Bruchteil eines Prozentes der Grundproben ausmachen, ist die Zahl der Formen (3) eine unerwartet große; die Porenlosen herrschen vor, und besonders mehrere Miliolinen und *Peneroplis* fallen durch ihre Größe auf.

Die folgenden, reichlich bemessenen (je etwa 500 ccm) Grundproben wurden bisher genauest untersucht:

1. Hellbräunlicher, reiner Sand von 3—0,3 mm Korngröße mit vielen Molluskenschalen und Bryozoen, aus der Bucht Bossolo; 2 m Tiefe.
2. Rostbräunlicher, schlammiger Sand mit vielen Schalentrümmern, aus der Bucht Cervera bei Porto vecchio; $1^1/_2$ m Tiefe.
3. Gelblicher, reiner Sand mit vielen Schalentrümmern von der Insel Rovera; 2 m Tiefe.
4. Leichter, grauer Sand, fast nur aus Schalentrümmern bestehend, denen erst in dem Anteile unter 0,4 mm Korngröße Mineralsand beigemischt ist; aus der Bucht Polari bei S. Gian; $1^1/_2$ m Tiefe.
5. Dunkelgrauer Schotter mit Sand, mit vielen Schalenbruchstücken, aus der Bucht Colonne; 2 m Tiefe.

(Über die Fundorte vergleiche man die Seekarte der kais. und königl. Kriegsmarine: „Adriatisches Meer, Küstenkarte Blatt I: Caorle bis Cap Promontore. 1 : 180 000." In Kommission bei F. H. Schimpff, Triest).

Die Bestimmung der zahlreichen Spiroloculinen und Miliolinen begegnete bei Benutzung der neueren Literatur (von BRADY, Challenger Report an) solchen Schwierigkeiten, daß sie zuverlässig vorerst nicht durchgeführt werden konnte, was in der sich oft gegenseitig widersprechenden Deutung, und im gänzlichen Mangel einer vergleichenden Bewertung der einzelnen Formen, seine Ursache hatte. Um mir eine Grundlage zu schaffen, stellte ich Vergleiche unter den hiesigen Miliolinen an, und verfolgte die von den neueren Autoren zitierte Literatur bis zur ersten Feststellung der in Frage stehenden Form; das brachte mich zu der Einsicht, daß es, ohne erst eine Klärung der verschiedensten Anschauungen über den Wert und die Berechtigung, und der untereinander oft unerklärlich abweichenden Deutungen der beschriebenen sog. Arten herbeizuführen, eine zuverlässige Identifizierung der istrischen, und der Spiroloculinen und Miliolinen überhaupt, unmöglich ist.

Im Verlaufe der zur Erlangung eines klaren Überblickes unternommenen Arbeit erschien die Errichtung einer übersichtlichen

vergleichenden Einteilung als dringend geboten (4). Eine solche zu schaffen versuchte Goës (Arctic 1894), leider ohne Erfolg, weil er dazu ein nicht günstiges Material aus nordischen Meeren und verschiedenen, meist bedeutenden Tiefen benutzte (5); Millett (Malay I, 1898, Bemerkung bei *Miliolina bosciana* d'Orbigny, *Agglutinate* var., p. 268) fand wohl bei den vielen Übergangsformen seiner Miliolinen aus Ankerschlamm manche gegenseitige Beziehungen, sie erschienen ihm jedoch ungenügend, um alle Formen aneinander zu gliedern.

Manche der istrischen Litoralmiliolinen lassen diese Beziehungen so deutlich erkennen, daß eine vergleichende Zusammenstellung die darauf verwendete Mühe reichlich zu lohnen versprach. Ich habe mich ihr unterzogen, und übergebe im folgenden die bei *Nubecularia*, *Spiroloculina*, *Miliolina* und teilweise *Biloculina* erzielten Resultate der Öffentlichkeit.

Zur Beurteilung der vorgekommenen Formen benutzte ich alle wahrnehmbaren Schalenmerkmale, die durch die fortgesetzte Erwägung folgende Wertabstufung erfuhren:

1. Die Gesamtanordnung (Folge) der Kammern ermöglichte die Feststellung größerer Gruppen („genera“);
2. die Schalensubstanz und die Mündung (6) konnten zur Aufstellung von Untergruppen benutzt werden, teilweise mit Heranziehung der Embryonalkammer;
3. die Streifen, Rippen, Kanten und andere sog. „Verzierungen“ der Schalenoberfläche, sowie der Sandüberzug sind von untergeordneter Bedeutung und dienten zur Unterscheidung der Nebenformen (7).

Die, entgegen den bisherigen Anschauungen (8) angenommene höhere Bewertung der Mündung und der Schalensubstanz erscheint bei der Beurteilung der Schalen dadurch begründet, daß die erste als einziger Vermittlungsweg zur Außenwelt, und in fast steter Berührung mit dem Organismus am ehesten geeignet ist, dessen uns vorläufig unbekannte, besondere Eigentümlichkeiten zum wahrnehmbaren Ausdruck zu bringen, ebenso wie die zweite, die das unmittelbare Ergebnis seiner Lebenstätigkeit ist.

Als Grundformen sind die einfachsten, also die glatten, deren Querschnitt der einzelnen Kammern einem Kreise (oder einem Teile des Kreises) entspricht, angenommen. Der ovale oder gekantete Querschnitt, die Kiele, Rippen, und alle anderen Verzierungen der Schalenoberfläche, ebenso wie der Sandüberzug, sind von untergeordneter Bedeutung, und müssen als Konstruktionsbehelfe angesehen werden,

die der Schale bei gesteigerter Beanspruchung, unter möglichster Berücksichtigung der Ökonomie, die erforderliche Festigkeit verleihen. Den Sandüberzug nehmen nur die Formen an, die eine steingutartige Schalensubstanz mit matter Oberfläche ausscheiden, nie aber die porzellanartigen, hochglänzenden (9).

Bei der, im Verhältnis zu der Menge der bisher bekannt gewordenen, winzigen Zahl der hier in Betracht gekommenen Spiroloculinen und Miliolinen, konnte natürlich keine ununterbrochene Kette gebildet werden; es verbleiben große Lücken, die erst durch Beobachtungen an möglichst vielen, günstigen Standorten ausgefüllt werden könnten. Aus demselben Grunde kann die folgende Einteilung keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben; sie soll nur einen Vorschlag zu der bisher vermißten, vergleichenden Würdigung aller Einzelheiten der Schalen bilden, denn nur die Kenntnis dieser, wird die Aufstellung von Kreisen wirklich zueinander gehöriger Formen ermöglichen, und ihre sichere Wiedererkennung ganz bedeutend erleichtern.

Die Stellung der Spiroloculinen und Miliolinen unter den Porenlosen ist durch die Begrenzung *Nubecularia-Biloculina* gegeben, und zwar in folgender Reihenfolge:

I. Gruppe *Nubecularia* DEFRANCE.
|
II. Gruppe *Spiroloculina* D'ORBIGNY.
|
III. Gruppe *Miliolina* WILLIAMSON.
|
IV. Gruppe *Biloculina* D'ORBIGNY.

Zur Begründung dieser Ordnung, und mancher, von den jetzt herrschenden wesentlich abweichenden Anschauung, muß auf die einzelnen Formen näher eingegangen werden, was den Umfang dieses Abschnittes rechtfertigen möge.

I. Gruppe. *Nubecularia* DEFRANCE. Die Schale frei oder anhaftend; die Kammerfolge in einer horizontalen Ebene, anfangs spiral, später mehr weniger in einer Linie bis unregelmäßig; Mündung rund, mit ausgebogenem oder verstärktem Rande; Schalenoberfläche matt, Sandüberzug zulässig.

Der Übergang zur II. Gruppe geschieht von *Nubecularia lucifuga* DEFRANCE zu der anhaftenden *Spiroloculina krumbachi* m.

II. Gruppe. *Spiroculina* D'ORBIGNY. Die Schale anhaftend oder frei; die Kammerfolge in einer horizontalen Ebene, regelmäßig, die Kammern paarig gegenüberstehend; Mündung rund mit ausgebogenem

oder verstärktem Rande; Schalenoberfläche matt mitunter mit Sandüberzug, fettglänzend, oder hochglänzend.

Der Übergang zur III. Gruppe wird durch *Spiroculina grata* Terquem — *Miliolina costata* d'Orbigny erklärt.

III. Gruppe. *Miliolina* Williamson. Die Schale ist immer frei, Kammerfolge in drei bis mehreren in Winkeln zusammenstoßenden Ebenen, Mündung rund bis schlitzförmig, Schalenoberfläche matt mitunter mit Sandüberzug, fettglänzend oder hochglänzend.

Der Übergang zur IV. Gruppe wird einesteils von allen biloculin auftretenden Miliolinenformen, anderenteils durch triloculin gebildete Biloculinen vermittelt; an den obengenannten Lokalitäten kommen in Betracht: *Miliolina rotunda* d'Orbigny — *Biloculina ringens* d'Orbigny, *Miliolina trigonula* Lamarck — *Biloculina inornata* d'Orbigny und *Miliolina labiosa* d'Orbigny — zu der wohl nicht hier, aber schon im Hafen von Cherso vorkommenden *Biloculina globosa-labiata* f. n. (**10**).

IV. Gruppe. *Biloculina* d'Orbigny. Die Schale immer frei, Kammerfolge in einer, zu der von *Nubecularia* senkrecht gedachten Ebene, Kammern paarig gegenüberstehend, Mündung rund, halbrund, oder mehr weniger in die Breite gezogen, mit Zahn oder mit Lippe (**11**); Schalenoberfläche hochglänzend.

I. Gruppe. *Nubecularia* Defrance.

Aus dieser Gruppe mußte *Nubecularia bradyi* Millett (*inflata* Brady, Challeng., p. 135, t. I, f. 5—8, *bradyi* Millett, Malay I, p. 261, t. V, f. 6) ausgeschieden werden; ihre Einreihung zu *Miliolina subrotunda* Montagu wird bei dieser begründet.

1. *Nubecularia tibia* Jones und Parker (Brady, Challeng. p. 135, t. I, f. 1—4). Am besten Brady's f. 2 entsprechend (**12**).

2. *Nubecularia divaricata* Brady (Challeng. p. 136, t. LXXVI, f. 11—16). Sie ist als die sandige Abart einer Nebenform der vorigen, mit stärker gewölbten Kammern, und einem scharf abgesetzten, langen, engen Mündungsröhrchen mit ausgebogenem Rand, zu betrachten; ihre Oberfläche ist mit Steinchen beklebt. Um Istrien sehr selten, und im Umriß mehr der *tibia* zuneigend.

Diese Abart scheint sehr beständig zu sein, denn ich habe sie im Cenoman von Braunschweig (wo die leicht ablösbaren Steinchen immer fehlen und nur ihre Anheftungsstelle wahrnehmbar bleibt, wodurch die Gestalt der Schale gut zu erkennen ist), und in den Semitzer Mergeln der Kreide Böhmens, wo sie tadellos samt dem Steinchenüberzug erhalten ist, gefunden.

3. *Nubecularia lucifuga* Defrance (Brady, Challeng. p. 134, t. I, f. 9—16). Diese Form ist um Istrien in allen ihren Gestalten eine häufige Erscheinung. Auch ihre sandige Nebenform, die an der Oberfläche ihrer Schale recht große Steine (im mikroskopischen Sinne) trägt, trifft man an; sie ist dadurch bemerkenswert, daß sie auch frei vorkommt, dann walzig wird, und so den Übergang zu der vorhergehenden bildet, von der sie sich aber auf den ersten Blick durch die abgerundeten, großen, dunklen Steinchen unterscheidet; *divaricata* wählt kleinere, scharfe, helle Splitter.

Der spirale Jugendzustand der *lucifuga* ist flach und gekielt, und führt zwanglos zu der festsitzenden *Spiroloculina krumbachi* m. hinüber.

II. Gruppe. *Spiroloculina* d'Orbigny.

Die Spiroloculinen bilden hier, unter Berücksichtigung der Schalensubstanz, drei gleichlaufende Reihen, die von je einer Grundform abgeleitet, ohne jedweden Übergang nebeneinander bestehen.

1. Reihe. Formenkreis der *Spiroloculina milletti* nom. nov.

Besitzt die Merkmale der Gruppe, die Schalenoberfläche ist matt, die Embryonalkammer unauffällig, kugelförmig. An *Nubecularia* ist sie durch die Nebenform *krumbachi* m. angeschlossen; die Nebenform *grata* Terquem vermittelt den Übergang zu *Miliolina* (*costata* d'Orbigny). Die einzelnen Formen gehen ineinander über.

2. Reihe. Formenkreis der *Spiroloculina nitida* d'Orbigny.

Von der ersteren nur durch die hochglänzende Schalenoberfläche verschieden; die einzelnen Formen mit denen der 1. Reihe fast gleichförmig, aber selbst ohne Berücksichtigung der Schalenoberfläche von ihnen leicht zu unterscheiden. Übergangsformen bestehen nur unter den einzelnen Gliedern dieser Reihe.

3. Reihe. Formenkreis der *Spiroloculina rotunda* d'Orbigny.

Obwohl die Merkmale der Gruppe einhaltend, unterscheidet sich diese Reihe von den zwei vorangehenden ganz wesentlich durch den kräftigen Bau, die fettglänzende Oberfläche, und besonders durch die Größe und Lage der Embryonalkammer. Diese ist rund, scheiben-

förmig, und mit dem größeren Durchmesser senkrecht zur Schalenbreitseite gestellt, wodurch im Mittelpunkte der Schale ein auffälliges, längliches Knötchen entsteht, das manchmal noch dadurch vergrößert wird, daß eine oder mehrere der nachfolgenden Kammern aus der normalen Ordnung treten. Alle hierher gehörigen Formen sind am Kammerquerschnitt vierkantig, und gehen allmählich eine in die andere über. Übergänge zu den anderen Reihen oder anderen Gruppen konnten nicht festgestellt werden, obzwar die Stellung und die auffallende Größe der Embryonalkammer einen Zusammenhang mit dem Formkreise der *Adelosina*-Miliolinen andeuten.

1. Reihe. Schalenoberfläche matt.

1. *Spiroloculina milletti* nom. nov. *Spiroloculina nitida* d'Orb., Brady, Challeng. p. 149, t. IX, f. 9, 10; Millett, Malay I, p. 265, t. V, f. 9—12).

Die freie, schlanke oder breite Grundform dieser Reihe; sie wurde bisher mit *Spiroloculina nitida* d'Orb., der sie bis auf die matte Oberfläche vollkommen gleicht, verwechselt, weil der Beschaffenheit der Schalensubstanz keine Bedeutung beigemessen wurde. Millett (l. c.) war der erste, der die leicht rauhe Oberfläche beachtete; er beließ sie trotzdem bei der hochglänzenden *nitida*.

Die reine Grundform, mit stielrunden, glatten Kammern ist hier eine Seltenheit, häufiger sind die von ihr abgeleiteten Nebenformen und Übergänge, die ihre anhaftende Lebensweise durch Ausbreitung und Abflachung, die freie dagegen, durch Verengung und Erhöhung der Kammern kundgeben; zugleich bilden sie Kiele oder Rippen. Trotz der geringen Individuenzahl kann hier von der Grundform zu jedem Extrem eine ununterbrochene Kette zusammengestellt werden.

Den Zusammenhang mit *Nubecularia* auf der einen, und *Miliolina* auf der anderen Seite, kann man an den Nebenformen bestimmt nachweisen.

2. *Spiroloculina grata* Terquem (Rhodes, p. 55, t. V, f. 14, 15).

Immer frei, schlank bis breit, mit stielrunden Kammern, zart gerippt, bräunlich, die Oberfläche matt, mitunter wie mit feinstem Sand bestreut; mit der Grundform durch teilweise gerippte Mittelformen verbunden. Sie nimmt oft allmählich miliolinen Charakter an, und ist dann von *Miliolina costata* d'Orb. (Terquem, Rhodes, t. VI, f. 4) kaum zu unterscheiden.

3. *Spiroloculina krumbachi* m. (*Spiroloculina planulata* Lamarck var. *krumbachi* v. n., Wiesner, Zoologischer Anzeiger XXVII, p. 480).

Immer anhaftend, breit, fast gerundet quadratisch, sehr flach, konvexkonkav, mit scharfem Kiel am Umfang; mitunter tritt ein Doppelkiel an der letzten oder vorletzten Kammer auf. Die Kammern nehmen an Breite rasch zu, so daß sie den Eindruck der *planulata* LAM. macht. Bevor ich mir Klarheit schaffte, hielt ich sie für deren Varietät; die vergleichende Einteilung weist ihr den Platz bestimmt hier an.

Sie bildet das Extrem der Entwicklung in die Breite und steht durch Mittelformen mit der Grundform im Zusammenhang. Ihre anhaftende Lebensweise, die Schalensubstanz und Flachheit stellen sie in unmittelbare Nähe des Jugendzustandes von *Nubecularia lucifuga* DEFR.

Fig. 1. *Spiroloculina krumbachi* m. a = Breitseite; b = Querschnitt.

4. *Spiroloculina grateloupi* D'ORBIGNY (TERQUEM, Rhodes, p. 52, t. V, f, 5, 6; *Spiroloculina excavata* D'ORB., BRADY, Challeng., p. 151, t. IX, f. 5, 6).

Frei, das Extrem der Höhenentwicklung, schlank, mit breitem, doppelt und scharf gekantetem Umfange, der zwischen den Kanten gewölbt, wellenförmig oder ausgehöhlt ist, die Breitseite infolge der raschen Höhenzunahme der Kammern beiderseits tief ausgehöhlt, oft unregelmäßig verbogen. Durch Übergänge mit der Grundform verbunden.

Spiroloculina excavata D'ORBIGNY (Vienne, p. 271, t. XVI, f. 19—21) ist von unserer Form grundverschieden, und gehört, ihrer großen Mündung und Embryonalkammer wegen, zu *Spiroloculina rotunda* d'ORB. (3. Reihe).

2. Reihe. Schalenoberfläche hochglänzend.

Die hierher gehörigen Formen sind denen der vorhergehenden Reihe fast analog (13); die ältesten Kammern sind manchmal schräg gestellt wie bei *Miliolina bosciana* d'ORB. Übergänge nur untereinander.

5. *Spiroloculina nitida* D'ORBIGNY (TERQUEM, Rhodes, p. 52, t. V, f. 4).

Daß die *nitida* D'ORB. in diese Reihe gehört, ist durch die Be-

schreibung Terquem's (l. c.) erwiesen, die nach den Originalen d'Orbigny's (von der französischen Küste) verfaßt wurde, und die Merkmale „lisse, blanche et brillante" enthält.

6. *Spiroloculina subangulosa* Terquem (Paris, p. 159, t. XVI, f. 22).

Schlank, mit zarten, etwas verschwommenen Rippchen, die am deutlichsten in der Nähe des Umfanges auftreten. Übergang zur Grundform vorhanden.

7. *Spiroloculina tricarinata* d'Orbigny (Terquem, Paris, p. 158, t. VI, f. 19, 20).

Breiter als die vorige, mit scharfen Rippen, deren Zahl auch bei den istrischen Exemplaren schwankt (z. B. 3 auf der vorletzten, 4 auf der letzten Kammer).

8. *Spiroloculina canaliculata* d'Orbigny (Vienne, p. 269, t. XVI, f. 10—12; *Spiroloculina impressa* Terquem, Brady, Challeng. p. 151, t. X, f. 3, 4).

Kammerrücken zwischen zwei scharfen, in der Breitseitenebene liegenden Kielen, ausgehöhlt.

Brady (l. c.) beruft sich auf Terquem, Rhodes, p. 53, t. V, f. 8; Terquem bezeichnet da aber seine *impressa* als „plane sur le dos", und die Abbildung entspricht dieser Kennzeichnung. d'Orbigny (l. c.) bemerkt dagegen bei *canaliculata*: „Diese Art unterscheidet sich leicht durch die doppelten äußerlichen Kiele der Kammern", und die beigegebene Zeichnung entspricht, unter Berücksichtigung der schematischen Wiedergabe, die allen Abbildungen d'Orbigny's eigen ist, vollkommen unserer Form und der Figur Brady's.

Übergänge zu der vorhergehenden und der nachfolgenden, die sie mit der Grundform verbindet; mitunter Schrägstellung der ältesten Kammern.

9. *Spiroloculina planissima* Lamarck (*Miliolites planulatus* var. [c], Animaux sans Vertèbres VII, 1822, p. 63, n° 4 [c]).

Die drei Worte, die Lamarck ihrer Unterscheidung widmet: „planissima, margine carinata" genügen zu ihrer Erkennung.

Äußerst flach, fast papierdünn, einfach gekielt; von der Breitseite bis auf den Hochglanz der *Spiroloculina krumbachi* m. sehr ähnlich, aber viel flacher und kaum angedeutet konvex-konkav.

3. Reihe. Schalenoberfläche fettglänzend.

Die hier vereinigten Formen unterscheiden sich durch ihre gemeinsamen Merkmale auffallend von denen der zwei vorangehenden Reihen.

Die Bauart der Schale ist kräftiger, die der Mündung gedrungener; die Embryonalkammer ist verhältnismäßig groß, rund,

scheibenförmig (2 Durchmesser sind gleich lang, der dritte etwa halb so lang), und so gestellt, daß die eine längere Achse mit der Längsachse der Schale zusammenfällt, die andere längere Achse aber senkrecht zur Breitseite der Schale steht; dadurch entsteht in der Schalenmitte ein auffallendes ovales Knötchen, das an beiden Breitseiten der Schale sichtbar ist; mitunter schließen sich eine oder mehrere der nachfolgenden Kammern regelwidrig an (Brady, Challeng. t. IX, f. 11), wodurch das Mittelknötchen noch auffälliger wird. Eine Grundform mit stielrunden Kammern scheint überhaupt zu fehlen, und durch eine solche mit gerundet vierkantigen ersetzt zu sein.

Die Nebenformen werden teils durch raschere Zunahme der Kammerbreite, teils durch Entwicklung von senkrecht zur Breitseite stehenden, abgerundeten Kanten und dadurch bedingte Aushöhlung der Kammerseiten, gebildet.

Übergangsformen zu den anderen Reihen oder Gruppen wurden nicht gefunden, dagegen gehen die einzelnen hierher gehörigen Formen allmählich ineinander über.

10. *Spiroloculina rotunda* d'Orbigny (*Spiroloculina depressa* var. *rotundata*, Williamson, Great Britain, p. 82, t. VII, f. 178; *Spiroloculina rotunda* d'Orb., Terquem, Rhodes, p. 54, t. V, f. 10).

Sie dürfte die Grundform sein; die Nähte sind eng, vertieft.

Die Abbildung Williamson's gibt sie, bis auf die verzeichnete Mündung, treffend wieder. Terquem's Trennung seiner *rotunda* d'Orb. (l. c.) von der Varietät Williamson's beruht auf kleinlichen Unterschieden und kann, mit Rücksicht auf die Variation der Spiroloculinaschalen, nicht aufrechterhalten werden.

11. *Spiroloculina depressa* d'Orbigny (Williamson, Great Britain, p. 82, t. VII, f. 177; Terquem, Rhodes, p. 54, t. V, f. 11; *Spiroloculina limbata* d'Orb., Brady, Challeng., p. 150, t. IX, f. 15—17), (**14**).

Von der vorigen in der Art, wie die *grateloupi* in der 1. Reihe, abgeleitet. Sie unterscheidet sich von der Grundform nur durch die über den Nähten stehenden gerundeten Leisten, und die zwischen diesen ausgehöhlt erscheinenden Kammerwände.

Alle Zwischenstufen von der flachen Grundform bis zu der stärkst ausgehöhlten mit kräftigen Leisten, kommen um Istrien vor.

Das Extrem der Breitentwicklung — *Spiroloculina planulata* Lamarck wurde an den beschriebenen Lokalitäten nicht angetroffen.

III. Gruppe. *Miliolina* Williamson.

Die hier festgestellten Miliolinen bilden, obzwar in großer Individuenzahl vorkommend, keine ununterbrochene Kette; es bleiben viele, große Lücken auszufüllen, was nur unter Berücksichtigung eines weiten Gebietes mit einiger Hoffnung auf Erfolg wird unternommen werden können. Ein Versuch das Fehlende mit Benützung der Literatur zu ersetzen, ist gänzlich aussichtslos, weil in den seltensten Fällen die Schalensubstanz und die Mündungsform genügend unterschieden wurden, und ohne ihre genaue Kenntnis, die wirr durcheinander geworfenen Formen nicht zu ordnen sind.

Glücklicherweise kamen hier gerade die Formen vor, die die Stellung der *Miliolina* zwischen *Spiroloculina* und *Biloculina* in einer, jeden Zweifel ausschließenden Weise begründen, und außerdem mindestens zwei der verworrensten Formenkreise — *contorta* d'Orb. und *subrotunda* Montg. — glatt aufklären.

Unter Berücksichtigung der Schalensubstanz können wie bei *Spiroloculina*, auch bei dieser Gruppe drei Abteilungen aufgestellt werden, die ich Untergruppen nenne; ihre Begrenzung ist aber nicht mehr so scharf wie bei *Spiroloculina*, nachdem die in ihnen vereinigten Formen immer zwei Arten von Schalensubstanz vertreten. Zwei der Untergruppen weisen eine weitere Teilung auf, die bei der einen durch die Verschiedenheit der Embryonalkammer, bei der anderen durch die Mündungsform bedingt wird.

I. Untergruppe. Schalenoberfläche matt bis fettglänzend. Die hierher gehörigen Miliolinen können zwanglos von einer Grundform abgeleitet werden, deren äußerste Längen- und Breitenentwicklung zwei deutlich geschiedene, durch Übergänge jedoch eng verknüpfte Formenkreise bildet.

Die Mündung ist, wenn klein, rund oder halbrund, wenn größer, eirund bis halbrund mit gewulstetem Rande, oder eng schlitzförmig. Sandige Abarten kommen nur bei den mattschaligen vor, welche die Neigung, Sandkörner aufzunehmen, durch den Einbau von (soweit beobachtet werden konnte) Körnern aus kohlensaurem Kalk in die Oberfläche, auch bei vollkommen glatt erscheinenden Schalen, bekunden. Dieses, nur dieser Untergruppe eigentümliche Verhalten wurde schon von Schlumberger bei seiner *Massilina annecteus* (Marseille p. 220, f. 35—37) und von Goës bei *Miliolina contorta* d'Orb, (Arctic, p. 111, 7) festgestellt, aber nicht weiter verfolgt. Nachdem die zahlreichen Individuen, die den allmählichen Übergang von den glattschaligen zu den stark sandigen zweifellos beweisen,

bei allen hier vorkommenden sandigen Abarten (*fusca* BRADY, *agglutinans* D'ORB. *seminulum* und *contorta*-Type, und der am Strande von Lido häufigen *aspera* D'ORB.) immer zu einer Form dieser Untergruppe führen, der Vergleich mit *Nubecularia* die Annahme bestätigt, und die Ableitung aller bisher bekannt gewordenen sandigen Nubecularien, Spiroloculinen und Miliolinen von sandlosen, mattschaligen Formen ohne jedweden Zwang möglich ist, so muß ich an meiner, hierdurch gewonnenen Überzeugung, daß nur die an der Oberfläche matte Schalensubstanz zur Aufnahme von Sandkörnern (gleichgültig ob kalkigen oder kieseligen) geeignet ist, so lange festhalten, bis ein vollgültiger Beweis für das Gegenteil erbracht wird. Soweit sichergestellt werden konnte, nehmen die kalkigen Schalen mehr kalksteinhaltigen, die unterentwickelten chitinosen mehr kieselhaltigen Sand auf, ohne Rücksicht auf das gegenseitige Verhältnis der beiden Sandarten auf dem betreffenden Standorte. — Immer quinqueloculin.

Diese Untergruppe erklärt in einer nicht anzuzweifelnden Weise den Zusammenhang der 1. Reihe von *Spiroloculina* mit *Miliolina*, und zwar: 1. durch die gleiche Schalensubstanz, die Sandaufnahme, und die ähnliche Mündungsform; und 2. durch die nachgewiesene teilweise Änderung der Kammerfolge: *Spiroloculina milletti* nimmt, besonders oft in ihrer Nebenform *grata* TERQ., miliolinen Charakter an; *Miliolina berthelotiana* D'ORBIGNY kommt mitunter ganz flach vor und ist dann von *Spiroloculina* kaum zu unterscheiden. Als weitere Analogie sei die Bildung von schlanken und breiten Schalen nur nebenbei erwähnt. — Ein unmittelbarer Übergang zu den anderen Untergruppen fehlt.

Die zahlreichen, hierher gehörigen Miliolinen von den untersuchten Lokalitäten ermöglichten die Feststellung der Grundform und ihres Zusammenhanges mit den Nebenformen in einer so bestimmten Weise, daß die, auf ihrer Grundlage aufgebaute übersichtliche Ordnung des bisher mehr als schwierigen, sogenannten *contorta*-Formenkreises, selbst bei Anwendung auf das ganze Gebiet seines Vorkommens, keine weitere Änderung erfahren dürfte, als die Anschließung der um Istrien nicht lebenden Formen (**15**).

II. Untergruppe. Schalenoberfläche fett- bis hochglänzend, Mündung rund, auf einer halsförmigen Verlängerung der letzten Kammer. Tri- und quinqueloculin.

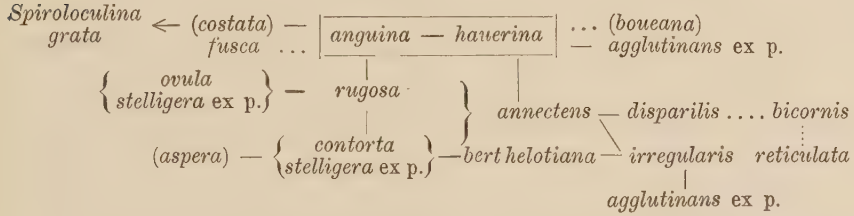
Diese Untergruppe zerfällt in zwei Reihen, von denen die erste die gewöhnlichen, die zweite die *Adelosina*-Embryonalkammern hat. Übergangsformen zu anderen Gruppen oder Untergruppen wurden

nicht gefunden, auch die einzelnen Formenkreise scheinen ohne jede Vermittlung nebeneinander zu bestehen.

III. Untergruppe. Schalensubstanz porzellanartig, Oberfläche hochglänzend; manche Nebenformen nehmen infolge zarter Rauheit, Strichelung oder Faltung Fettglanz an. Bi- bis quinqueloculin. Mündung rund bis halbrund, mit Zahn oder Lippe, oder lang schlitzförmig mit Zahn.

Von einer Grundform ausgehend, die ohne Zwang mit der der I. Untergruppe verglichen werden kann, bilden sie hier mindestens vier Formenkreisreihen, die durch die Verschiedenheit der Mündungsform gekennzeichnet sind. Die ersten zwei Reihen weisen zweifellos zu *Biloculina* hin; Übergangsformen zu den anderen Untergruppen konnten nicht sicher festgestellt werden; die einzelnen Reihen dürften untereinander durch Zwischenformen verbunden sein, denn es kam eine Form vor (*pauperata* d'Orb.), die ebensogut in die erste, als auch in die Nähe der vierten Reihe eingestellt werden kann. Innerhalb der einzelnen Formenkreise ist die Zusammengehörigkeit leicht nachzuweisen.

I. Untergruppe.
Übersicht (**16**):



Die Grundform dieser Untergruppe erhielt für die Extreme in der Breitenentwicklung zwei Benennungen; ein jedes dieser Extreme bildet gleichförmige Nebenformen, die, obwohl bei manchen durch Übergänge verbunden, in ihrer äußersten Entwicklung auffallende Verschiedenheiten aufweisen.

Die von der schlanken Grundform abgeleiteten behalten durchwegs ihre Regelmäßigkeit und die kleine, runde, oder fast runde Mündung; ihre Schalensubstanz enthält selten sichtbare Sandkörnchen. Die von der breiten Grundform abzweigenden werden dagegen oft unregelmäßig, wobei die Mündung größer und halbrund bis halboval, und gewulstet wird; die Schalensubstanz nimmt auch bei den glatten oft einzelne größere Sandkörner auf, deren Zunahme mit der Vergrößerung und dem Ovalwerden der Mündung im geraden Verhältnisse steht.

Die Grundformen.

1. *Miliolina anguina* TERQUEM (*Quinqueloculina anguina* TERQUEM, Rhodes, p. 78, t. IX, f. 20; *Quinqueloculina gracilis* KARRER, Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss., math.-nat. Cl., Wien 1867, LV, I, p. 31, t. III, f. 2).

Trotz der Priorität KARRER's muß die Benennung TERQUEM's beibehalten werden, weil der KARRER'sche Name schon vorher von D'ORBIGNY einer kubanischen Form gegeben wurde; die Abbildung TERQUEM's entspricht auch besser unseren Exemplaren, bei denen die zweitvorletzte Kammer oft stärker hervortritt.

Klein, schlank, etwa doppelt so lang als breit, Kammerquerschnitt regelmäßig gerundet, die vorletzte und letzte Kammer in einer Ebene; Mündung klein, rund oder fast rund.

2. *Miliolina hauerina* D'ORBIGNY (*Quinqueloculina hauerina* D'ORBIGNY, Vienne, p. 286, t. XVII, f. 25—27).

Klein, etwa ebenso lang als breit, stärker gewölbt, sonst wie die vorige.

Der Übergang von *anguina* zu dieser erfolgt durch Verkürzung der Längenachse.

Die Nebenformen der *Miliolina anguina* TERQ.

3. *Miliolina fusca* BRADY (*Quinqueloculina fusca* BRADY, Brakishwater, p. 47, t. XI, f. 2).

Die kieselig sandige Abart der *anguina*. Immer sehr klein und bräunlich, ist sie dicht mit zum größten Teile kieseligem, gleichkörnigem, feinem Sande überzogen; die Schalensubstanz enthält viel chitinartige, organische Beimengung, die das Zusammenhalten des kieseligen Teiles der Schale, beim Behandeln mit verdünnten Säuren, bedingt. Dieses Verhalten kann in zweifelhaften Fällen zum leichten Unterscheiden von *agglutinans* dienen, welche von verdünnten Säuren gänzlich, unter Zurücklassung von einzelnen, losen Kieselsplittern, gelöst wird.

An den genannten Fundorten ist sie selten; häufig wird sie in den Buchten, in die größere Flüsse einmünden, was ihren brakischen Charakter bestätigt.

Ein allmählicher Übergang in die Grundform oder nach anderen Richtungen, konnte hier nicht nachgewiesen werden.

4. *Miliolina costata* D'ORBIGNY (*Quinqueloculina costata* D'ORB. TERQUEM, Rhodes, p. 63, t. VI, f. 3—5; KARRER l. c. p. 32, t. III, f. 4 gab ihr ohne Kenntnis der Benennung D'ORBIGNY's denselben Namen).

Klein, am Kammerquerschnitt rund, die ganze Oberfläche fein gerippt, manchmal fettglänzend.

Sie kommt zwar an den genannten Lokalitäten nicht vor, wurde aber in der nahen Bucht St. Paolo häufig angetroffen; wegen des Überganges zu *Spiroloculina* erwähne ich sie schon hier.

Übergänge zur Grundform wurden nachgewiesen; sie vermittelt zwanglos den Anschluß der Miliolinen an *Spiroloculina grata* Terq.

5. *Miliolina rugosa* d'Orbigny (*Quinqueloculina rugosa* d'Orb., Schlumberger, Marseille, p. 210, f. 18, 19, t. IV, f. 91—93), und

6. *Miliolina contorta* d'Orbigny (*Quinqueloculina contorta* d'Orbigny, Vienne, p. 298, t. XX, f. 4—6).

Diese zwei kleinen Nebenformen unterscheiden sich von *anguina* nur durch den kantigen Kammerquerschnitt. Das Trennungsmerkmal beider ist durch die gegenseitige Stellung der vorletzten und letzten Kammer an der dreikammerigen Seite gegeben: bei *rugosa* stehen sie in einer Ebene (Schlumberger l. c. f. 18, 19), bei *contorta* in zwei, die einen stumpfen Winkel bilden (**17**).

Den Jugendzustand dieser beiden Nebenformen (und auch der nachfolgenden) beschreibt Schlumberger (Marseille, p. 210, f. 17, t. II, f. 58, 59) als *Quinqueloculina stelligera* n. (**18**); ich konnte mich von der Richtigkeit dieser Behauptung, durch Zusammenstellung einer vollständigen Reihe von *stelligera* Schl. bis *rugosa* d'Orb., die das allmähliche Werden der letzteren, erwachsenen, aus der winzigen, jugendlichen ersteren, beweist, überzeugen. Für einen Jugendzustand spricht schon die zarte Beschaffenheit der Kammerwände der *stelligera* Schl., die fast durchsichtig sind, und gegen welche sich die, in der Masse stärkeren Kiele als weiße, undurchsichtige Streifen abheben. Die bei den äußeren Merkmalen (l. c.) erwähnte, doppelkielige Abart ist ein Jugendzustand der nachfolgenden (*Miliolina ovula* Terq.).

Zwischenformen verbinden *contorta* mit *rugosa* und mit *anguina* einerseits, und mit *berthelotiana* andererseits.

7. *Miliolina ovula* Terquem (*Quinqueloculina ovula* Terq., Rhodes, p. 76, t. IX, f. 9).

Die angeführte Form Terquem's entspricht den unseren nicht genau; sie stellt aber eine, nur teilweise gerippte *rugosa* dar, was die unseren auch sind. Sie sind insofern regelmäßiger, als immer nur der Rücken der Kammern zart gerippt, die Seiten aber immer glatt sind, die Kanten des Umfanges treten sehr deutlich auf. Ihr Jugendzustand ist die doppelkielige *stelligera* Schl.

Vermittlungsformen zwischen ihr und *rugosa* kommen vor.

Die Nebenformen der *Miliolina hauerina* d'ORB.

8. *Miliolina agglutinans* d'ORBIGNY — *hauerina*-Type. (*Miliolina agglutinans* (d'ORB.) PARKER & JONES, GOËS, Arctic, p. 110, t. XIX, f. 848 a—c; *Miliolina agglutinans* d'ORBIGNY — *seminulum*-Type der Autoren).

Bis jetzt wurde sie von *Miliolina seminulum* LINNÉ abgeleitet; nachdem aber als *seminulum* allgemein eine Form mit porzellanartiger Schale und hochglänzender Oberfläche anerkannt wird, und diese Schalensubstanz zur Sandaufnahme ungeeignet ist, mußte ich ihre bisherige Stellung als unrichtig annehmen, und sie schon wegen des allmählichen Überganges in die sogenannte *contorta*-Type, in diese Untergruppe einreihen. Die Richtigkeit meiner Anschauung wurde vollkommen bestätigt durch das Auffinden aller möglichen Vermittlungsformen in der schon erwähnten Bucht St. Paolo, die die reine *hauerina* mit dieser sandigen Abart verbinden.

Sie ist durch den runden Kammerquerschnitt gekennzeichnet, wenn sie schlanker wird, ist sie von der, ihr dann ähnlichen *fusca*, abgesehen von ihrer Größe, durch die Beschaffenheit der Sandkörner leicht zu unterscheiden, die bei *agglutinans* zum größten Teile aus kohlensaurem Kalk bestehen, und nur sehr vereinzelt kieselig sind.

Wie schon erwähnt geht sie einerseits in *hauerina*, andererseits in *agglutinans* d'ORB. — *irregularis*-Type (bisher unrichtig als *contorta*-Type bezeichnet) über. *Quinqueloculina agglutinans* d'ORBIGNY (Cuba, p. 195, t. XII, f. 11—13) steht etwa in der Mitte zwischen der *hauerina*- und der *irregularis*-Type.

9. *Miliolina annectens* SCHLUMBERGER (*Massilina annectens* SCHLUMBERGER, Marseille, p. 220, f. 35—37, t. III, f. 77—79).

Kammerquerschnitt gerundet vierkantig, sonst der *hauerina* entsprechend; meist groß, oft in der Oberfläche einzelne, kalkige Sandkörner einschließend. Die gegenseitige Lage der letzten zwei Kammern entweder wie bei *rugosa* (l. c. f. 35, 36), oder wie bei *contorta* (l. c. f. 37).

Übergänge zur Grundform sind vorhanden.

10. *Miliolina disparilis* d'ORBIGNY (*Quinqueloculina disparilis* d'ORB., SCHLUMBERGER, Marseille, p. 212, f. 21, 22, t. II, f. 55—57).

Der Rücken der Kammer zart, mitunter unregelmäßig gerippt, die Seiten glatt; hier kommt sie mit mehr gerundetem Kammerquerschnitt vor, und ist deshalb von einer der häufigen Zwischenstufen *hauerina-annectens* abgeleitet; die zwei letzten Kammern nehmen bei unseren Exemplaren immer die gegenseitige Lage wie bei *rugosa* ein. Sandkörner in der Oberfläche wurden nie beobachtet.

11. *Miliolina irregularis* d'Orbigny (*Quinqueloculina irregularis* d'Orb. Terquem, Rhodes, p. 66, t. VI, f. 15; f. 16 neigt infolge der schlankeren Form mehr der *berthelotiana* zu).

Meist sehr groß, mit großer Mündung, von *annectens* durch schärfere Kanten oft mit gerundeten Kielen, unregelmäßig winklige Verbiegung der Kammern, und häufige Sandkornaufnahme verschieden. Die Mündung wird bis halbrund, und gewulstet.

Mit *annectens* und der folgenden ohne die Möglichkeit einer Abgrenzung verbunden.

12. *Miliolina agglutinans* d'Orbigny — *irregularis*-Type (*Miliolina agglutinans* d'Orb. — *contorta*-Type der Autoren).

Eine gute Abbildung dieser, an den genannten Fundorten, und an der ganzen österreichischen Adria-Küste überhaupt, häufigen, sandigen Abart der *annectens-irregularis*, fehlt. d'Orbigny's Form (Cuba, p. 195, t. XII, f. 11—13) entspricht (bis auf die gekerbte Mündung) den regelmäßiger gestalteten; ebenso die *Quinqueloculina bidentata* d'Orb. (ibid., p. 197, t. XII, f. 18—20), die von einer Zwischenform *annectens-contorta* abgeleitet ist; *Quinqueloculina enoplostoma* d'Orr. (ibid., p. 196, t. XII, f. 14—17) ist die sandige Abart eines Vermittlungsgliedes zwischen *irregularis* und *berthelotiana*; die gekerbte Mündung dürfte tropischen, hierhergehörigen Formen eigentümlich sein.

Die Bezeichnung „*contorta*-Type" ist ebenso unzulässig wie die „*seminulum*-Type". Die der richtigen *contorta* d'Orb. entsprechende sandige Abart ist *Miliolina aspera* d'Orb. (*Quinqueloculina aspera* d'Orb., Terquem, Rhodes, p. 65, t. VI, f. 11), die hier nicht, an der italienischen Adria-Küste (z. B. am Strande von Lido) aber häufig, vorkommt.

Die größten istrischen Exemplare sind durch zahlreiche, große, meist kalkige Sandkörner stark höckerig, gleichen aber sonst der *irregularis*. Die Mündung wächst mit der Sandaufnahme, wird mitunter recht groß, dabei halbrund bis halboval, und hat immer einen starken, wie ausgebogenen Randwulst.

Die *irregularis*-Type geht glatt in die sandlose *irregularis*, in *annectens*, und in die *hauerina*-Type über.

13. *Miliolina berthelotiana* d'Orbigny (*Quinqueloculina berthelotiana* d'Orbigny, Foraminifères des Iles Canaries p. 142, Nr. 40, t. III, f. 25—27; *Miliolina undosa* Karrer, Brady, Challeng., p. 176, t. VI, f. 8; f. 9 gehört nicht hierher).

Meist groß, schlanker und flacher als *annectens*, kantig gekielt, der Kiel bei der Mündung einfach im weiteren Verlaufe sich gabelnd, so daß die Kammern am Mündungsende dreikantig, am entgegen-

gesetzten Ende vierkantig am Querschnitt sind. Unter den Tausenden von Exemplaren gleicht kaum eines dem anderen, und sie nehmen alle Gestalten an, von den flachen, kaum gekielten *Spiroloculina*-ähnlichen, über regelmäßig gebaute, zu den winklig und wellig verbogenen, ziemlich hochgewölbten (*undosa* Karrer nach Brady).

Die Mündung ist groß, eiförmig, oft an einem vorgezogenen Röhrchen, und hat einen gewulsteten Rand, der bräunlich und hochglänzend ist, und deshalb von der matten, weißlichen Schale deutlich absticht; der Mündungszahn ist manchmal sehr lang.

Von *irregularis* ist sie durch die schlankere und flachere Bauart, und die fast weiße Farbe leicht zu unterscheiden.

Die flache, *Spiroloculina*-ähnliche, weist zur 1. Reihe der *Spiroloculina*; mit *annectens*, *irregularis* und *contorta* ist sie ohne mögliche Begrenzung verbunden.

14. *Miliolina bicornis* Walker & Jacob (Brady, Challeng., p. 171, t. VI, f. 9; f. 11 und 12 gehören nicht hierher), und die quergewellte:

15. *Miliolina undulata* d'Orbigny (*Quinqueloculina undulata* d'Orb., Schlumberger, Marseille, p. 213, f. 23, 24, t. I, f. 53, 54, t. II, f. 60, 61),

weichen durch ihre fettglänzende Schalensubstanz ohne Sandeinschluß, und die enge, fast schlitzförmige Mündung mit einem langen, schmalen Zahn, von allen übrigen, dieser Untergruppe angehörenden wesentlich ab, können aber nicht abgetrennt werden, weil ihr Anschluß leicht nachweisbar ist, (z. B. durch *Quinqueloculina nussdorfensis* d'Orbigny, Vienne, p. 295, t. XIX, f. 13—15, die schon d'Orbigny l. c. zwischen *Q. undata* [soll heißen *undulata*] und *boueana* [die gerippte Abart der *hauerina*] stellt), und ihre Bauart und ihre Jugendzustände (vgl. *stelligera* Schlumb., Marseille, t. II, f. 58, 59 und *undulata* d'Orb. juv., ibid., t. I, f. 53, 54) mit denen dieser Untergruppe gut übereinstimmen.

Unsere Exemplare entsprechen in den seltensten Fällen einem der Extreme; durch die, mitunter nur ganz schwach angedeutete Querwellung vermitteln sie vielmehr den Übergang von einem zum anderen (Williamson, Great Britain, t. VII, f. 190—192) (**19**). Die vorletzte und letzte Kammer nehmen oft die gegenseitige Stellung der von *contorta* an.

Miliolina bicornis ist durch die halbgerippte *disparilis* mit *annectens* verbunden; die Verlängerung der Mündung dürfte durch stärkere Einwirkung der unbekannten Ursachen entstanden sein, die bei der Mündung der *agglutinans* obwalten.

Brady (l. c. t. VI, f. 11, 12) vereinigte mit diesen, bis dahin

gut unterschiedenen Formen, die, durch die *Adelosina*-Embryonalkammer von ihnen scharf getrennte *Miliolina intricata* Terq., worin ihm teilweise Goës folgte (Arctic, t. XXI, f. 860).

16. *Miliolina reticulata* d'Orbigny (*Triloculina reticulata* d'Orb., Tableau, p. (299), 9; *Quinqueloculina variolata* d'Orb., ibid., p. (302), 26; Terquem, Rhodes, p. 65, t. VI, f. 13, 14).

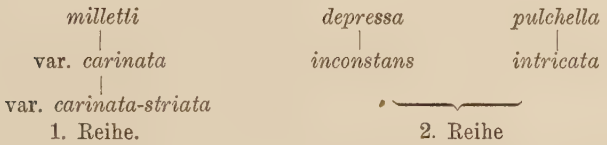
d'Orbigny benannte diese Form absichtlich doppelt, weil er *Triloculina* und *Quinqueloculina* für getrennte „genera" hielt; Terquem folgte ihm in der Anschauung; Brady (Challeng., p. 178) hat diesen Umstand übersehen.

Miliolina reticulata ist eine gegitterte, mitunter scharf gekantete Abart der *bicornis*; die gerundetkammerigen sind, bis auf die Beschaffenheit der Oberfläche, identisch.

Ein Übergang nach anderen Richtungen konnte nicht festgestellt werden.

II. Untergruppe.

Übersicht:



Die zwei Reihen dieser Untergruppe unterscheiden sich wesentlich dadurch, daß die eine schon von der ersten Jugend an den gewöhnlichen Miliolinencharakter einhält, die zweite dagegen der *Adelosina* d'Orbigny (Vienne, p. 301) entspricht.

Eine hierhergehörige Grundform wurde nicht vorgefunden.

1. Reihe. Embryonalkammern miliolin.

Die hierhergehörigen Formen bilden einen Formenkreis, der der ersten Untergruppe am nächsten zu stehen scheint, denn die nicht gefundene Grundform wird, wie aus den abgeleiteten Nebenformen zu schließen erlaubt ist, eine runde, an einem mehr oder weniger entwickelten Röhrchen befindliche Mündung haben. Der einzige Unterschied liegt in der mattglänzenden Oberfläche, zu der aber die Vermittlung durch *bicornis* angedeutet ist.

2. Reihe. *Adelosina* d'Orbigny.

Der Embryonalzustand erinnert an die 3. Reihe der *Spiroloculina*.

Die erste Kammer ist groß, rund und abgeflacht, und ihre Mündung liegt an einem einfachen, vorgezogenen Röhrchen; meistens steht sie senkrecht zur Breitseite der Schale, so daß sie, solange sie

die nachfolgenden Kammern nicht gänzlich einschließen, aus der Schalenmitte auffallend kantig hervortritt.

Je nach Größe der Embryonalkammer bilden die hierhergehörigen Miliolinen zwei Formenkreise, die ohne Vermittlung nebeneinander zu bestehen scheinen.

Formenkreis der *Miliolina depressa* d'Orbigny.

Die Embryonalkammer ist zart, scharf gekielt; Schalenquerschnitt dreikantig; Schalenbau zart.

Formenkreis der *Miliolina pulchella* d'Orbigny.

Die Embryonalkammer ist sehr groß, meist mit starkem Doppelkiel; Schalenquerschnitt oval bis unregelmäßig mehrkantig; Schalenbau kräftig.

1. Reihe.

Formenkreis der *Miliolina milletti* nom. nov.

17. *Miliolina milletti* nom. nov. (*Miliolina bosciana* d'Orb., Millett, Malay I, p. 267, t. VI, f. 1) (**20**).

Unsere Nebenform, die eine Grundform mit gerade stehenden Mittelkammern haben dürfte, unterscheidet sich von *bosciana* d'Orb. (Cuba, p. 191, t. XI, f. 22—24) durch gedrängten Bau, die stark ausgeprägte Schrägstellung der Mittelkammern, die größere Mündung mit ausgebogenem Rande, das oft jäh nach vorn gebogene Mündungsröhrchen, tiefere Nähte, minderen Glanz, und die große Neigung, gekantete und gekielte Abarten zu bilden, wie es Millett's f. 1 deutlich anzeigt. Teils durch diese, leicht wahrnehmbaren Unterschiede (vgl. die Abbildung Millett's mit der d'Orbigny's), teils durch ihre, von Millett beobachtete Entwickluug in der Richtung der *bicornis* (wegen der runden Mündung ist gewiß die von Brady (Challeng., t. VI, f. 11, 12) für *bicornis* gehalten *intricata* Terq. gemeint, weil Millett zur Grundlage seiner Arbeit Brady's Werk nahm), erscheint die Abtrennung von *bosciana*, und die Einreihung in diese Untergruppe gerechtfertigt.

Am Kammerquerschnitt gerundet, wird sie an den vorerwähnten Lokalitäten äußerst selten angetroffen, die glatte und gestreifte, gekielte Abart ist dagegen häufig.

Weder diese, noch die beiden folgenden bieten einen Anhaltspunkt für die Feststellung eines Überganges in andere Formen dar; untereinander bilden sie eine ununterbrochene Reihe.

18. *Miliolina milletti* nom. nov., var. *carinata* n.

Die Kammern sind am Umfange einfach gekantet und stumpf gekielt; sonst wie die vorige.

19. *Miliolina milletti* nom. nov., var. *carinata-striata* n.

Ihre ganze Oberfläche ist zart, mitunter schräg gerippt, sonst ist sie der vorigen gleich; der Kiel am Umfang erscheint wie eine verstärkte Rippe. Ob Millett's f. 3 (l. c.) dieser Abart entspricht, konnte ich nicht entscheiden, weil sie die Ansicht von der Breitseite wiedergibt; von dieser Seite gleicht sie den istrischen bis in die geringsten Einzelheiten.

2. Reihe.

Formenkreis der *Miliolina depressa* d'Orbigny.

20. *Miliolina depressa* d'Orbigny (*Quinqueloculina depressa* d'Orb., Terquem, Rhodes, p. 70, t. VIII, f. 1—11).

Klein, glatt, mit scharfem Kiel am Umfange; die Adelosina-Embryonalkammer klein, linsenförmig, mit scharfem Kiel; Oberfläche glänzend.

Die istrischen entsprechen am besten den l. c. f. 1—4; am Querschnitt sind sie ausgesprochener dreikantig.

21. *Miliolina inconstans* Terquem (*Quinqueloculina inconstans* Terq., Rhodes, p. 77, t. IX, f. 15—19).

Auf der ganzen Oberfläche zart gerippt, im übrigen wie die vorhergehende, mit der sie durch unvollkommen gerippte Zwischenstufen innig verbunden ist. Eine solche, nur an der unteren Hälfte gerippte Übergangsform aus der Adria, wurde von d'Orbigny (Tableau 1826, p. (303) No. 45; Modèles, I. livr., No. 8) *Quinqueloculina lyra* benannt, später (Modèles 1846) aber zurückgezogen und mit *depressa* vereinigt.

Von dem Formenkreise der *pulchella* können sie hier durch die auffallend schlanke Gestalt und das allmählich schmäler werdende Mündungsröhrchen leicht unterschieden werden.

Formenkreis der *Miliolina pulchella* d'Orbigny.

22. *Miliolina pulchella* d'Orbigny (*Triloculina pulchella* d'Orb., Vienne, p. 279, t. XVII, f. 19—21; ? *Miliolina bicornis* var. *elegans* Williamson, Great Brilain, p. 88, t. VII, f. 195).

Infolge ihrer Seltenheit wurde sie oft unrichtig gedeutet; sie ist regelmäßig gebaut, hat gerundeten Kammerquerschnitt, und ist mit kräftigen, mitunter schrägen, etwas unregelmäßigen, nicht scharfen Rippen bedeckt. Die kleine Mündung liegt am Ende eines scharf abgesetzten Röhrchens. Die Adelosina-Embryonalkammer ist kräftig, zwei oder dreirippig, glatt oder teilweise gestreift.

Außer der angeführten Abbildung d'Orbigny's gibt keine der vielen, seither für *pulchella* d'Orb. ausgegebenen, ihre Eigentümlichkeiten wieder, obwohl sie recht auffallend sind; die Unsicherheit in

der Identifizirung liegt, abgesehen von der Seltenheit der reinen Form, in der großen Veränderlichkeit der, zu diesem Formenkreise gehörigen, Miliolinen.

Ich habe die schöne *pulchella* D'ORB. nur in der Bucht Colonne, und in sehr wenigen Exemplaren angetroffen.

Ein zwangloser Übergang zu einer anderen Form, selbst zu der nachfolgenden, konnte hier nicht festgestellt werden. Anderwärts vorkommende Miliolinen dieses Formenkreises beweisen aber den innigen Zusammenhang aller, hierher gehörigen; zu der nachfolgenden leitet z. B. *linneiana* D'ORB. (Cuba, p. 172, t. IX, f. 11—13; BRADY, Challeng., t. VI, f. 15, 17, 19, 20; *bicornis* var. *angulata* WILLIAMSON, Great Britain, p. 88, t. VII, f. 196; *pulchella* D'ORB., GOËS, Arctic, t. XXI, f. 864) (**21**) hinüber.

Fig. 2.

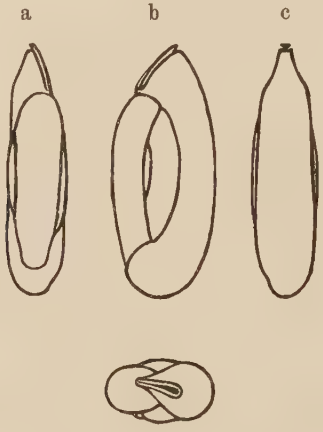


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 2. *Miliolina milletti* nom. nov., var. *carinata* nov. a = Breitseite: b = von oben.

Fig. 3. *Miliolina compressa* f. nov. a = von vorne; b = Breitseite; c = Rücken; d = von oben.

Fig. 4. *Miliolina seminulum* LINNÉ var. *anguste-oralis* nov. a = Breitseite; b = von oben.

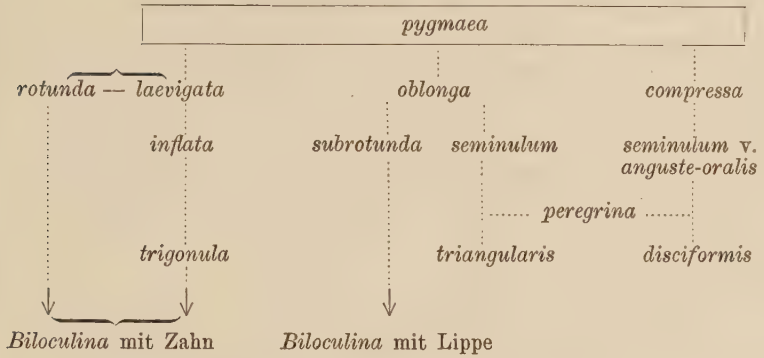
23. *Miliolina intricata* TERQUEM (*Quinqueloculina intricata* TERQ., Rhodes, p. 73, t. VIII, f. 17—21; f. 16 ist eine *linneiana* D'ORB.; *Qu. quinquangularis* TERQUEM, ibid., p. 74, t. IX, f. 1, 2; *Miliolina bicornis* W. & J., BRADY, Challeng., t. VI, f. 11, 12; GOËS, Arctic, t. XXI, f. 860; *Miliolina pulchella* D'ORB., GOËS, ibid., t. XXI, f. 862, 863; Embryonalkammer: *Miliolina bicornis*, primordial segment WILLIAMSON, Great Britain, t. VII, f. 193, 194).

Groß, leicht verwitternd und dann von matter Oberfläche, kantig und auf der ganzen Oberfläche fein gestreift, oft mißgestaltet; die Kanten mitunter gekielt. Die Embryonalkammer ist groß, gekantet und fein gestreift.

Eine Verwandtschaft mit *bicornis* W. & J. ist wegen der Embryonalkammer ausgeschlossen.

III. Untergruppe.

Übersicht der Formenkreise.



Als Grundform kann mit Berechtigung *Miliolina pygmaea* angenommen werden, weil sie alle Kennzeichen der einfachsten Form besitzt. Von ihr trennen sich zuerst drei Zweige ab, deren erster die runde Mündung behält, deren zweiter die halbrunde, und der dritte eine schlitzförmige, annimmt; der zweite zerfällt wieder in zwei, je nachdem entweder der Zahn in eine Lippe umgewandelt, oder die Mündung verengt und verlängert wird. Es entstehen auf diese Weise vier Reihen, deren gegenseitiges Ineinanderfließen möglich sein dürfte, obzwar hierfür an unseren Lokalitäten kein Beweis erbracht werden konnte.

Der Übergang von dieser Untergruppe zu der Gruppe der *Biloculina* kann ohne Zwang hergestellt werden. Es weisen zwei Formen der ersten Reihe eine nicht zu verkennende Verwandtschaft mit der Untergruppe der gezahnten Biloculinen auf; der Formenkreis der *subrotunda* steht durch die gelippte Mündung der Untergruppe der gelippten Biloculinen zweifellos sehr nahe.

Eine besondere Erläuterung der einzelnen Reihen ist überflüssig, weil ihre Unterschiede im Vorhergehenden genügend angedeutet sind, und ihr mutmaßlicher Zusammenhang aus der Übersicht der Formenkreise zu ersehen ist.

Die Grundform.

24. *Miliolina pygmaea* REUSS (*Quinqueloculina pygmaea*, REUSS, Denkschr. d. k. Ak. d. Wiss., math.-nat. Cl. Wien 1850, I, p. 384, t. L., f. 3).

Quinqueloculin, lang, Kammern schlank, fast cylindrisch, glatt, Nähte tief, Oberfläche hochglänzend; Mündung klein, rund bis fast rund, ohne ausgebogenen Rand, am jäh verengten Kammerende. Von *Miliolina anguina* TERQ. unterscheidet sie sich nur durch den Hochglanz.

25. *Miliolina bosciana* D'ORBIGNY (*Quinqueloculina bosciana* D'ORB., Cuba, p. 191, t. XI, f. 22—24).

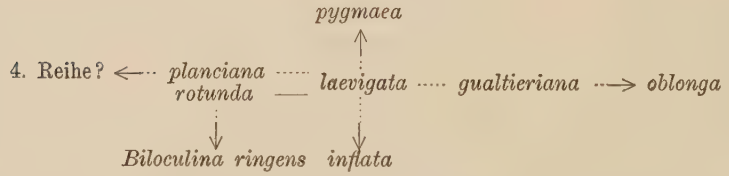
Von der Grundform nur durch die mäßige Schrägstellung der Mittelkammern zu unterscheiden, und in sie allmählich übergehend. Ich betrachte die, an mehreren Spiroculinen und Miliolinen hier beobachtete Schrägstellung der Mittelkammern nur als eine individuelle Abweichung, die kein Trennungsmerkmal abgeben kann.

MILLETT gibt ihre Gestalt in der getüpfelten Abart vorzüglich wieder (Malay, I, t. VI, f. 2).

1. Reihe.

Formenkreis der *Miliolina laevigata* D'ORBIGNY.

Übersicht.



26. *Miliolina laevigata* D'ORBIGNY (*Triloculina laevigata* D'ORB., TERQUEM, Rhodes, p. 57, t. V, f. 20, 21; SCHLUMBERGER, Marseille, p. 205, f. 9, 10, t. I, f. 45—47).

Diese sehr veränderliche Form kommt hier sehr häufig, und in allen möglichen Abstufungen, von der kleinen, schlanken (f. c.), zu der großen, breiten, stark gewölbten (*Triloculina inflata* D'ORB., TERQUEM, Rhodes, t. V, f. 16—18) vor; sie ist fast immer triloculin, biloculin sehr selten.

Die schlanken Formen unterscheiden sich von *pygmaea* nur durch die etwas geschweiften am unteren Ende mehr aufgeblasenen Kammern, und die größere, gewulstete Mündung.

Infolge ihrer Mannigfaltigkeit erhielt sie viele Namen, die dort, wo sie vereinzelt vorkommt, gerechtfertigt erscheinen konnten; hier

ist es unmöglich, die Zwischenstufen abzugrenzen, und müssen z. B. *Miliola anconensis* M. S. Schultze (Über den Organismus der Polythalamien, 1854, p. 58, t. II, f. 12, 13), *Triloculina cuneata* Karrer (Brady, Challeng., t. I, f. 19, 20) und andere, aus diesem Grunde unberücksichtigt bleiben. Die äußerste Grenze in der Entwicklung in die Breite, und in der Größe der Mündung, erreicht sie in der nachfolgenden (*Triloculina rotunda* d'Orb.).

Ihr Zusammenhang mit *pygmaea* ist an den langen, schlanken Individuen gut ersichtlich. Sie bildet den Ausgangspunkt für die erste, von *pygmaea* abzweigende Reihe, die die runde oder fast runde Mündung bis zum Übergang in *Biloculina* behält, mit der sie schon durch das häufige Auftreten von biloculinen Individuen eng verknüpft ist.

27. *Miliolina rotunda* d'Orbigny (Millett, Malay I, p. 267, t. V, f. 15, 16; *Triloculina rotunda* d'Orbigny, Schlumberger, Marseille, p. 206, f. 11, 12, t. I, f. 48—50).

Sie stellt das Extrem der Entwicklung der Breite, der Wölbung, und der Größe der Mündung, der *laevigata* d'Orb. vor; ihre Schalenoberfläche ist fast immer quergerunzelt.

Um Istrien ist sie auffallend breit (oft doppelt so breit als hoch), mit einer, fast den ganzen Kammerquerschnitt einnehmenden, gewulsteten Mündung, und oft unregelmäßig; mitunter fehlt der sonst große Zahn.

Eine Abgrenzung gegen die vorhergehende ist hier unmöglich; die biloculinen Individuen sind von *Biloculina ringens* d'Orb. kaum zu unterscheiden (vgl. Millett, Malay I, t. V, f. 8 und 16).

28. *Miliolina planciana* d'Orbigny (*Triloculina planciana* d'Orb., Cuba, p. 173, t. IX, f. 17—19; *Quinqueloculina planciana* d'Orb., ibid., p. 186, t. XI, f. 4—6; *Quinqueloculina gualtieriana* d'Orb., ibid., p. 186, t. XI, f. 1—3).

In der Gestalt entspricht sie den mittleren Formen der *laevigata* d'Orb.; den Unterschied bildet die geringere Wölbung, und die Oberfläche, die durch feine Strichelung, Körnelung oder Punktierung rauher wird. Der Kammerquerschnitt ist entweder rund, wobei die Mündung fast oval wird, oder am Umfange einkantig, wobei die Mündung länger und schmäler erscheint; der Zahn ist schmal, lang, manchmal knapp am Ende gabelförmig; beide Abänderungen sind durch Übergänge untrennbar verbunden. Deshalb, und auch wegen der wechselnden Eigenheiten der tri- und quinqueloculinen Gestalten (*Quinqueloculina* ist hier klein, und hat gerundete Kammern, *Triloculina* groß und kantig, also entgegengesetzt den kubanischen Origi-

nalen D'ORBIGNY's), ziehe ich alle drei angeführten Formen D'ORBIGNY's zusammen.

Sie scheint in *laevigata* überzugehen, und die Abarten mit der verlängerten Mündung deuten auf einen Übergang in die vierte Reihe hin.

29. *Miliolina gualtieriana* D'ORBIGNY (*Triloculina gualtieriana* D'ORB., Cuba, p. 170, t. IX, f. 5—7, *Miliolina gracilis* D'ORB., BRADY, Challeng., p. 160, t. V, f. 3).

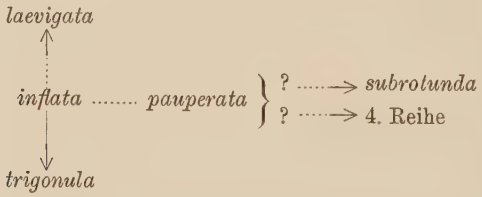
Klein, plump, glänzend, immer triloculin, durch die auffallend große, aufgetriebene Mittelkammer, die äußerst zarte, mitunter unterbrochene Strichelung (die bei guter Beleuchtung erst bei etwa 60facher Vergrößerung wahrnehmbar ist), und die länglichere, stark gewulstete Mündung, von *laevigata* leicht zu unterscheiden.

BRADY's Verwechslung der beiden kubanischen Formen ist unerklärlich, denn die von ihm zitierte, zierliche, *Spiroloculina*-ähnliche *gracilis* D'ORB. (Cuba, p. 181, t. XI, f. 10—12) ist bis auf die feine Strichelung von *gualtieriana* D'ORB. (l. c.) grundverschieden.

Miliolina gualtieriana D'ORB. steht im Schalenbau zwischen *laevigata* und *oblonga* MONTG., obzwar die, den Übergang bestätigenden Zwischenstufen nicht gefunden wurden.

Formenkreis der *Miliolina inflata* D'ORBIGNY.

Übersicht.



30. *Miliolina inflata* D'ORBIGNY (*Triloculina inflata* D'ORB., Vienne, p. 278, t. XVII, f. 13—15).

Von einer mittleren *laevigata* nur durch die einfach gebogenen, nicht geschweiften Kammern, die wulstlose Mündung und vielleicht höheren Glanz, von *trigonula* durch die der *laevigata* ähnliche Anordnung der Kammern, und die Mündung zu unterscheiden.

Es ist eine sehr wenig ausgeprägte Nebenform der *laevigata*, weshalb TERQUEM (Rhodes, t. V, f. 16—18) nur die kurze, stark gewölbte Abart der letzteren für *inflata* D'ORB. annimmt; wo beide zusammen vorkommen, fällt die richtige *inflata* D'ORB. sofort durch

ihre Gestalt, und besonders durch die rein glatte, hochglänzende, weiße Schale, und den Mangel des Mündungswulstes auf. Um Istrien ist sie sehr selten.

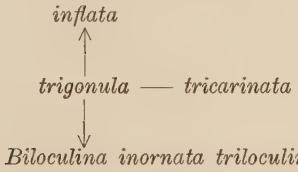
Ein Übergang zu *laevigata* wurde hier nicht beobachtet; ihre nicht geschweiften Kammern stellen sie zwischen *laevigata* und *trigonula*, in welch' letztere sie hier überzugehen scheint.

31. *Miliolina pauperata* d'Orbigny (*Quinqueloculina pauperata* d'Orb., Vienne, p. 286, t. XVII, f. 22—24).

Von der stark gewölbten *inflata* durch den ovalen Kammerquerschnitt und die halbovale Mündung verschieden. Sie kann als Zwischenstufe zu *subrotunda*, mit ebensoviel Recht aber als solche zu der 4. Reihe (*disciformis*) angesehen werden.

Formenkreis der *Miliolina trigonula* Lamarck.

Übersicht.



32. *Miliolina trigonula* Lamarck (*Miliolites trigonula* Lamarck, Anim. sans Vert. VII, 1822, p. 612, No. 3; *Miliolina trigonula* Lk., Goës, Arctic., p. 115, t. XXII, f. 870).

Hier bildet sie eine ununterbrochene Kette von der am Querschnitt gerundet dreieckigen, zu der scharf gekanteten mit ausgehöhlten Seiten. Unter den hunderten ist in dieser Beziehung kaum ein Exemplar dem anderen gleich, und eine, auch nur annähernde Abgrenzung der vielen, lokal aufgestellten Abarten, ist unmöglich.

Miliolina trigonula schließt sich einerseits an *inflata* d'Orb. eng an; andererseits steht sie, wenn regelmäßig gebaut und am Querschnitt stark gerundet, der *Biloculina inornata* d'Orb., bis auf die triloculine Gestalt, so nahe, daß ihre Auffassung als triloculine *Biloculina* (Goës, Arctic, p. 119, t. XXIV, f. 913) gerechtfertigt erscheint. Ein zweiter Übergang zu *Biloculina* wird durch die Abart hergestellt, deren Mündung an einem röhrchenförmigen Fortsatz der letzten Kammer liegt (Brady, Challeng., t. III, f. 14), und die kaum von *Biloculina lucernula* Schwager (Schlumberger, Révision, p. 185 f. 37—41, t. XII, f. 90—96) zu trennen ist.

33. *Miliolina tricarinata* D'ORBIGNY (GOËS, Arctic, p. 114, t. XXI, f. 867, 869).

Bildet das Extrem der Kantenentwicklung der *trigonula* LK.

Bei einzelnen Exemplaren werden die Kammern von den nachfolgenden nicht genügend bedeckt; sie erscheinen dann mehrkantig, und besonders die Mittelkammer tritt mit zwei scharfen Kanten aus der normalen Ordnung.

Vermittlungstufe zwischen der Grundform und der 2. uud 3. Reihe.

34. *Miliolina oblonga* MONTAGU (MILLETT, Malay I, p. 267, t. V, f. 14; BRADY, Challeng., p. 160, t. V, f. 4; *Miliolina seminulum* var. *oblonga*, WILLIAMSON, Great Britain, p. 86, t. VII, f. 186, 187).

Von *pygmaea* unterscheidet sie sich durch den triloculinen Bau, breitere und mehr übergreifende Kammern mit seichten Nähten, und die größere, halbrunde bis halbovale Mündung mit einem stark entwickelten Zahn. Der normale Zahn ist eine einfache Leiste in der Mündung (MILLETT, l. c.); oft erweitert er sich am oberen Ende (BRADY, l. c.) um schließlich eine deckelartige Platte zu bilden, die außerhalb der Mündung liegt, nach innen aber die Leiste behält (WILLIAMSON l. c.). Eine Schrägstellung der Mittelkammer kam nicht vor.

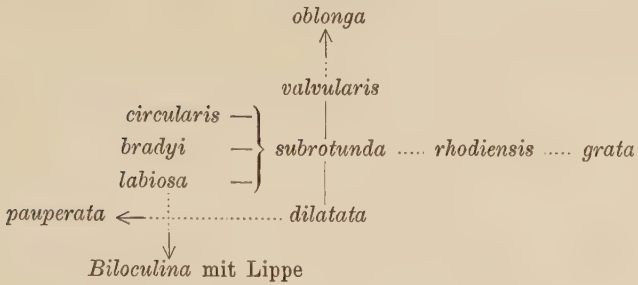
Daß sie in einem nahen Verhältnis zu *pygmaea* steht, kann nicht angezweifelt werden; durch eine Änderung der Mündung und der Schalengestalt, beziehungsweise durch Änderung der letzteren allein, entstehen die 2. und die 3. Reihe der III. Untergruppe.

2. Reihe.

Die Mündung ist halbrund oder in die Breite gezogen, ohne Zahn, aber mit einer am vorletzten Umgange querstehenden, klappenförmigen Lippe, die mehr oder weniger die freie Öffnung der Mündung verengt. (**22**).

Die Beschaffenheit der Mündung und das Vorkommen biloculiner Individuen in dem einzigen Formenkeise dieser Reihe, berechtigen zu der Annahme, daß sie das Bindeglied zwischen *Miliolina* und der Untergruppe der gelippten Biloculinen bildet. Eine direkte Bestätigung dafür konnte an unseren Lokalitäten nicht erlangt werden, weil hier die gelippten Biloculinen gänzlich fehlen; an anderen, geeigneteren Fundorten dürfte aber nachgewiesen werden können, daß besonders die extremen Abarten, *valvularis* REUSS und *labiosa* D'ORBIGNY, die Vermittlung übernehmen.

Übersicht.



Formenkreis der *Miliolina subrotunda* Montagu.

35. *Miliolina subrotunda* Montagu (*Miliolina circularis* Bornemann, Brady, Challeng., p. 169, t. IV, f. 3; t. V, f. 13; 14, *subrotunda* Montagu, ibid, p. 168, t. V, f. 10, 11; eine regelwidrige ist *Miliolina* sp., ibid., t. V, f. 15; *Miliolina valvularis* Reuss, *quinqueloculin*, Millett, Malay II, p. 501, t. XI, f. 7).

Bi- bis multiloculin, klein, durchscheinend bis porzellanweiß, hochglänzend, gewölbt, in der Gestalt äußerst veränderlich; als gemeinsames Merkmal verbleibt nur die fast halbrunde Mündung mit Lippe, aber auch diese wird verschiedentlich verändert. Die Extreme der Mündungsbildung, und zum Teile auch die verschiedene Wölbung der Kammern bestimmen mehrere, nachfolgend verzeichnete Abarten, die jedoch lückenlos mit der normalen Form verbunden sind.

An unseren Lokalitäten kommt sie nur mit der gelippten Mündung, oder mit deren Abänderungen, vor. Die ähnlichen, hier nicht vorkommenden Miliolinen mit einem Zahne in der Mündung, müßten eine Parallelreihe bilden, welche durch allmähliche Übergänge mit unserer zusammenhängen dürfte.

Ich erachte sie deshalb als von *Miliolina oblonga* Montg. abgeleitet, weil diese die einzige *Miliolina* ist, die durch fortschreitende Erweiterung des Zahnes bis zu einer deckelartigen Klappe, den Übergang vom Zahne zur Lippe genügend erklärt. (Vergl. Goës, Arctic, t. XX, f. 850.)

Die große Unsicherheit in der Deutung der zu diesem Formenkreise gehörenden Miliolinen, die bis jetzt allgemein herrschte, ist auf die unglaubliche Variation der *subrotunda* zurückzuführen. Die angegebenen Abbildungen Brady's (**23**) entsprechen am besten der typischen Form, von der auch die halbgerippte *rhodiensis* und die feingestreifte *grata*, die immer typische Gestalt einhalten, und ohne Übergang zu der glatten dastehen, abgeleitet sind.

Extreme der Mündungsänderung.

36. *Miliolina circularis* Bornemann (Millett, Malay II, p. 499, t. XI, f. 1, 3, Typus).

Von der *subrotunda* nur durch den gänzlichen Mangel einer Lippe (oder eines Zahnes) verschieden, sonst ihr in jeder Beziehung gleich, und mit ihr durch alle erdenklichen Zwischenstufen verbunden.

37. *Miliolina bradyi* Millett (*Nubecularia inflata* Brady, Challeng., p. 135, t. I, f. 5—8; *Nubecularia bradyi* Millett, Malay I, p. 261, t. V, f. 6).

Wenn erwachsen, immer unregelmäßig; biloculine Jugendzustände bis auf die Mündung denen der *subrotunda* gleich.

Das Hauptmerkmal, die fistulose Mündung besteht aus mehreren kurzen Röhrchen, die aus dem geschlossenen Kammerende, unregelmäßig angeordnet, emporragen. Wie hier an zahlreichen Zwischenstufen nachgewiesen werden konnte, entstehen die Röhrchen durch allmähliche Einschnürung des Mündungsrandes und der Lippe an mehreren Stellen, bis sie sich gegenseitig berühren und schließlich die Röhrchen bilden.

Die Kammerfolge ist miliolin und die Schalenoberfläche hochglänzend, was zuerst ihre Zugehörigkeit zu *Nubecularia* zumindest fraglich erscheinen ließ; die der Bildung der fistulosen Mündung gewidmeten Untersuchungen ergaben die Gewißheit, daß die vermeintliche *Nubecularia* eine *Miliolina subrotunda* mit abnormal gebildeter Mündung ist.

38. *Miliolina labiosa* d'Orbigny (*Triloculina labiosa* d'Orb., Cuba, p. 178, t. X, f. 12—14; *Miliolina labiosa* d'Orb., Brady, Challeng., p. 170, t. VI, f. 3—5; *Miliolina bucculenta* Brady, Challeng., p. 170, t. CXIV, f. 3; und var. *placentiformis* Brady, ibid. p. 171, t. IV, f. 1, 2).

Sehr klein, bi- oder triloculin, breiter als lang, Kammern sehr kurz und stark gewölbt, oft unregelmäßig angeordnet; die Mündung sehr breit und niedrig, die Lippe dementsprechend.

Auch die Entwicklung dieses Extrems kann an den istrischen Exemplaren von der normalen *subrotunda* an verfolgt werden.

Extreme der Gestaltänderung.

39. *Miliolina valvularis* Reuss (Millett, Malay II, p. 501, t. XI, f. 5, 6; Goës, Arctic, p. 115, t. XXII, f. 871).

Bi- oder triloculin, regelmäßig, länglich, der *seminulum* oder einer verkürzten *oblonga* ähnlich, sonst von *subrotunda* nicht zu unter-

scheiden und in sie allmählich übergehend. Sie kann als eine Vermittlungsform zwischen *oblonga* und *subrotunda* gelten.

40. *Miliolina dilatata* d'Orbigny (*Quinqueloculina dilatata* d'Orb., Cuba, p. 192, t. XI, f. 28—30; Schlumberger, Marseille, p. 217, f. 29, 30, t. III, f. 70—74, t. IV, f. 87—90).

Tri- bis multiloculin, von *subrotunda* nur durch die flache Gestalt zu unterscheiden; mitunter kommt sie ohne Lippe (wie *circularis* Born.) vor.

Die von d'Orbigny erwähnte Punktierung der Mittelkammern rührt von feinen Körnchen her, die bei unseren Exemplaren oft in den Nähten wahrnehmbar sind.

Auch sie geht allmählich in *subrotunda* über.

Gestreifte Abarten.

41. *Miliolina rhodiensis* nom. nov. (*Quinqueloculina seminuda* Terquem, Rhodes, p. 76, t. IX, f. 8).

Regelmäßig, immer der typischen *subrotunda* entsprechend; der Kammerrücken ist kräftig gerippt, die Kammerseiten glatt.

Die zutreffende Benennung Terquem's mußte geändert werden, weil Reuss denselben Namen 1865 einer anderen Miliolina gab.

42. *Miliolina grata* Terquem (*Quinqueloculina grata* Terquem, Rhodes, p. 75, t. IX, f. 4—6; *Quinqueloculina suborbicularis* d'Orb., Schlumberger, Marseille, p. 215, f. 26—28, t. II, f. 63, 64, t. III, f. 67).

Wie die vorige, aber auf der ganzen Oberfläche zart gestreift.

Die sehr ähnlichen *Triloculina fichteliana* d'Orb. (Cuba, t. IX, f. 8—10; *Miliolina fichteliana* d'Orb., Brady, Challeng., p. 169, t. IV, f. 9), und *Triloculina suborbicularis* d'Orb. (Cuba, t. X, f. 9—11) gehören der schon erwähnten Parallelreihe mit einem Zahne an, und kommen um Istrien nicht vor. *Miliolina insignis* Brady, Challeng. t. IV, f. 8 ist *Miliolina grata* Terq., f. 10 dagegen eine gerippte *Miliolina trigonula* Lk., die zu Biloculina hinneigt; *Miliolina circularis* (Born.) var. *sublineata* Brady (Challeng., t. IV, f. 7) ist, soweit die undeutliche Darstellung der Mündung zu schließen erlaubt, eine der um Istrien fehlenden Vermittlungsformen *subrotunda-grata.*

Miliolina rhodiensis und *grata* sind an unseren Fundorten sehr beständig in ihrer regelmäßigen Gestalt, und weder untereinander, noch mit *subrotunda* durch Übergangsformen verbunden.

3. Reihe.

43. *Miliolina seminulum* Linné (Williamson, Great Britain, p. 86, t. VII, f. 183—185; Brady, Challeng., p. 157, t. V, f. 6).

Ihre Entwicklung aus *oblonga* geschieht durch Verkürzung der Schale, und Annahme eines gerundet dreikantigen Gesamtquerschnittes. Der Übergang kann an den istrischen Exemplaren verfolgt werden.

44. *Miliolina triangularis* D'ORBIGNY (*Quinqueloculina triangularis* D'ORB., TERQUEM, Rhodes, p. 67, t. VII, f. 1—9).

Die Reihe der Abildungen TERQUEM's gibt diese veränderliche Form sehr gut wieder. Die Mündung ist, was ihre Größe anbelangt, ebenso veränderlich wie die Gestalt, bleibt aber halbrund bis halboval; Umfang gerundet bis gekielt.

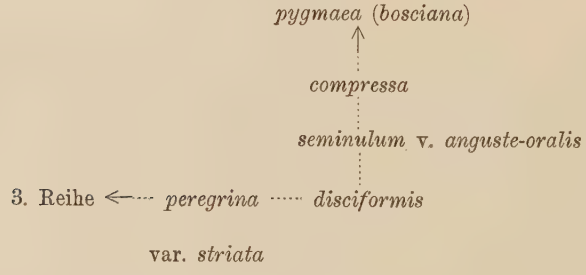
45. *Miliolina sinuosa* TERQUEM (*Quinqueloculina sinuosa* TERQ., Rhodes, p. 72, t. VIII, f. 12—15).

Sie ist eine sehr untergeordnete Abart der *triangularis*, mit quergefalteten Kammern und ebensolchem einfachen oder doppelten Kiel, der oft in einzelne schmale, längliche Höcker aufgelöst wird. Durch Abflachung der Unterscheidungsmerkmale geht sie hier allmählich in *triangularis* über.

Als Maximum ihrer Entwicklung ist *Miliolina cristata* MILLETT (Malay II, p. 506, t. XII, f. 3), deren Kiel dornig wird, zu betrachten; um Istrien kommt diese nicht vor.

4. Reihe.

Übersicht.



46. *Miliolina compressa* f. n.

Sehr klein, weiß, glatt, hochglänzend, der *Miliolina oblonga* MONTG. bis auf die Mündung ähnlich; die Mündung bildet einen langen, engen, von der vorletzten Kammer bis zum Rücken der letzten im Bogen verlaufenden Schlitz, mit einem, nur um wenig kürzeren, einfachen Zahne, der etwa ein Drittel der Mündungsbreite einnimmt, und etwas über den Mündungsrand emporragt; das Kammerende ist nahe der Mündung auffallend von den Seiten zusammengedrückt, wodurch die enge Mündung bedingt wird. Die

Mittelkammern stehen fast immer schräg wie bei *bosciana* d'Orb. Der Jugendzustand ist flach, eiförmig, stark durchscheinend, und gleicht bis auf die Mündung der *Quinqueloculina simplex* Terquem (Paris, p. 172, t. XVIII, f. 8—10); die Innenkammern stehen bei dem einen gefundenen Exemplare sehr schräg. Egger's Beschreibung der jungen Gehäuse von *Miliolina pygmaea* Reuss (Gazelle, p. 231) entspricht genau unserem Exemplare; leider macht Egger keine Angabe über die Beschaffenheit der Mündung.

Die *Miliolina* aus der Lagune von Funafuti, die Chapman (Funafuti, p. 177, t. 19, f. 7) als *bosciana* d'Orb. anführt, dürfte, soweit es die Beschreibung und die undeutliche Abbildung erkennen läßt, die *compressa* sein.

Miliolina compressa mit schrägen Mittelkammern kann, als von *bosciana* durch Verengung der Mündung entstanden, angenommen werden. Mit geradestehenden Mittelkammern ergänzt sie tadellos die von *pygmaea* abgeleitete *oblonga*-Gruppe: *laevigata* d'Orb. mit runder, *oblonga* Montg. mit halbrunder, und *compressa* m. mit schlitzförmiger Mündung.

47. *Miliolina seminulum* Linné var. *anguste-oralis* n.

Die äußerst schmale, lange Mündung, und der mehr gekantete, flachere Schalenquerschnitt unterscheiden sie von *seminulum*, mit der sie übrigens durch Zwischenstufen verbunden zu sein scheint.

Eines der gefundenen Exemplare weist deutlich zu *Miliolina disciformis* hin.

48. *Miliolina disciformis* Williamson (*Miliolina seminulum* var. *disciformis* Williamson, Great Britain, p. 88, t. VII, f. 188, 189).

Mitunter kommt sie hier sehr flach und groß vor.

Außer mit der vorigen, scheint sie auch mit der ersten Reihe (durch *pauperata* d'Orb.) in Verbindung zu stehen. Wegen der zwar langen, aber nicht ausgesprochen schlitzförmigen Mündung dürfte sie eher ein Vermittlungsglied zwischen der 3. und der 4. Reihe sein.

49. *Miliolina peregrina* d'Orbigny (*Quinqueloculina peregrina* d'Orb., Vienne, p. 292, t. XIX, f. 1—3.

Sie bildet einen Übergang von der, hier nicht vorkommenden *secans* d'Orb., die als eine gekielte Abart der *Miliolina disciformis* aufzufassen ist, zu der 3. Reihe. Von *secans* d'Orb. unterscheidet sie sich durch die längliche Gestalt, die mehr hervortretenden Mittelkammern, und die breitere Mündung.

50. *Miliolina peregrina* d'Orbigny var. *striata* n.

Ihre ganze Oberfläche ist mit erhabenen, etwas schrägen Längs-

linien bedeckt, sonst ist sie der vorigen gleich. Die Streifung ist mehr oder weniger ausgeprägt, wodurch ein allmählicher Übergang in die glatte Form stattfindet; eine Abgrenzung der beiden ist unmöglich.

IV. Gruppe. *Biloculina* d'Orbigny.

Die Verschiedenheit der Mündung deutet auf zwei Untergruppen hin, die die äußersten Grenzen der Mündungsform bezeichnen, durch Zwischenstufen aber innig verbunden sein dürften.

I. Untergruppe.

Die Mündung ist rund bis oval, mit einem starken, gegabelten Zahne.

Die ganze Ausbeute beschränkte sich auf wenige Exemplare, die aber den Zusammenhang mit *Miliolina* gut zur Anschauung bringen.

II. Untergruppe.

Die Mündung ist halbrund oder halboval, mit Lippe.

Sie ist hier nicht vertreten; der Übergang zu *Miliolina subrotunda* kann erst an Formen aus größerer Tiefe nachgewiesen werden.

I. Untergruppe.

1. *Biloculina ringens* Lamarck (Terquem, Paris, p. 152, t. XV, f. 32—36).

Unser einziges Exemplar (aus der Bucht Polari), entspricht am besten der f. 35 Terquem's; die vorletzte Kammer ist aber noch schmäler, so daß ein breiterer Rand an der letzten Kammer entsteht; die Münduug ist sehr groß.

Sie steht der biloculinen *Miliolina rotunda* d'Orbigny sehr nahe.

2. *Biloculina inornata* d'Orbigny, *triloculina* Goës (*Biloculina elongata* d'Orb., *triloculina*, Arctic, p. 119, t. XXIV, f. 913).

Von *Miliolina trigonula* Lk. nur durch den rein, nicht kantig-, gerundeten Kammerquerschnitt, und die regelmäßigere Einfügung der zwei vorletzten Kammern zu unterscheiden, und mit ihr durch Zwischenstufen lückenlos verbunden.

3. *Biloculina lucernula* Schwager (Schlumberger, Révision, p. 185, f. 37—41, t. XII, f. 90—96; *Miliolina trigonula* Lamarck, Brady, Challeng., t. III, f. 14).

Das einzige in der Bucht Colonne gefundene Exemplar, stellt einen Übergang zu *Miliolina trigonula* Lk. her; die halsförmige Verlängerung der letzten Kammer ist unvollkommen entwickelt.

Die von Schlumberger l. c. erwähnte, feinstkörnige, dünne Oberflächenschichte, die er für sandig hält, dürfte von der Verwitterung der Schalen bei Lebzeiten des Organismus, wie sie um

Istrien häufig beobachtet werden kann, herrühren; dafür spricht auch das äußerst feine Korn dieser Lage (l. c. f. 39).

Bemerkungen.

(1) Lorenz, Physikalische Verhältnisse im Quarnerischen Golfe, Wien 1863, p. 205.

(2) Die Grundproben wurden mir gleich nach dem Heben in frischem Zustande in Seewasser gesandt.

(3) Ich gebrauche grundsätzlich die Bezeichnung „Form" statt „Art (species)", welch' letzterer ich eine viel größere Wichtigkeit beimesse, als den verschiedenen Foraminiferenschalen, die ich eher für einzelne, in wechselnden Abständen festgestellte Punkte einer oder mehrerer Linien erachte.

(4) Nicht zu verwechseln mit einem System, dessen Aufstellung nicht auf Grundlage der äußeren Hüllen, sondern nur auf Grundlage der Ergebnisse des Studiums der Organismen selbst, erfolgen kann; wohl kann aber die beabsichtigte Einteilung — die vorläufig nur die Geltung für die istrischen Formen in Anspruch nehmen soll —, manchen wertvollen Hinweis für das letztere liefern, wenn sie nach Möglichkeit für alle Foraminiferen erweitert, und entsprechend der sich mehrenden Erkenntnis, richtiggestellt wird. Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf ein leuchtendes Beispiel hinweisen: auf Haeckel's Bearbeitung der gewiß viel schwierigeren Gruppe der Radiolarien.

(5) Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, daß zur Grundlage einer Einteilung in erster Reihe normal entwickelte Formen, also solche, die unter günstigen Bedingungen leben, genommen werden müssen; die unter ungünstigen Verhältnissen ihr Dasein fristenden, abnormalen, mehr oder weniger entarteten, müssen erst nachträglich eingefügt werden. Es sollte daher für jeden Formenkreis der Standort gewählt werden, wo er augenscheinlich seine beste Entwicklung erlangen kann, und das dürfte jener sein, wo die ihm angehörenden Formen am häufigsten und in größter Mannigfaltigkeit vorkommen. Es wäre z. B. unzulässig, Miliolinen, die ausgesprochen litoral sind, aus den verschiedensten, vielleicht auch noch den größten Tiefen, unmittelbar zu vergleichen, wie es ebenso unrichtig wäre, maßgebende Beobachtungen für alle sog. „genera" an einem Fundorte anstellen zu wollen.

(6) Ich unterscheide bei erwachsenen Individuen drei Arten der Schalensubstanz:

1. Die steingutartige mit matter Oberfläche und meist geblicher bis bräunlicher Färbung.

2. Eine ebensolche mit fettglänzender Oberfläche und gewöhnlich gelblicher Färbung.

3. Die porzellanartige mit hochglänzender Oberfläche und weißer Färbung.

Abrollung und beginnende Verwitterung (die auch bei lebenden einwirken können) ändern das Aussehen der Oberfläche, was besonders bei der Beurteilung fossiler Formen zu berücksichtigen ist.

Die Embryonalkammern scheinen immer eine stark durchscheinende Substanz und hochglänzende Oberfläche zu haben.

(7) Bei erweiterter Ausarbeitung ist auch die Berücksichtigung der tri- und quinqueloculinen Gestalt zu empfehlen, weil sie manche neue Anregung dem Studium des Dimorphismus liefern dürfte. Es kommt um Istrien z. B. die gerundetkammerige *Triloculina planciana* D'ORB. als *Triloculina* selten und groß, als *Quinqueloculina* häufig und sehr klein vor; die Größenverhältnisse sind hier denen der Originale D'ORBIGNY's von Cuba entgegengesetzt; die gekantete *Quinqueloculina planciana* D'ORB. ist hier ebenso groß wie die cubanische.

(8) Siehe z. B. die Bemerkung über *Cruciloculina* bei *Miliolina tricarinata* D'ORB. in BRADY, Challeng. p. 165.

(9) Die bisher allgemein gebrauchte Bezeichnung „*Miliolina agglutinans, seminulum*-Form" ist, wie sich bei meiner Einteilung ergibt, sinnwidrig.

(10) Alle genannten Übergangsformen wurden, wenn nichts anderes bemerkt, an den vorgenannten Lokalitäten angetroffen.

(11) Der Zahn ist eine, am Rücken der zweitvorletzten Kammer stehende Leiste, die die Mündung halbiert; die Lippe ist eine quer am Rücken der vorletzten Kammer, meist vor der Mündung stehende Klappe.

(12) Die gebrauchten Abkürzungen ergeben sich aus dem Verzeichnisse der benutzten Literatur; zum Nachweis wurde nur die Publikation gewählt, die die beste Abbildung oder Beschreibung enthält. Alle Angaben sind den betreffenden Schriften unmittelbar entnommen.

(13) Schade, daß uns vorläufig jede Erklärung fehlt, warum die Organismen zweier so nahestehender Reihen, unter gleichen Lebens-

bedingungen einmal eine matte, das andere Mal eine hochglänzende Schale abscheiden.

(14) Es war überflüssig, daß Brady (Challeng., p. 150) die *depressa* d'Orb. (Soldani Testaceographia, III, p. 229, t. CLV, f. K) als *limbata* d'Orb. (ibid., II, p. 54, t. XIX, f. m) bezeichnete; das angerufene Modell d'Orbigny's, das schon einmal ein Mißgeschick hatte (vgl. Tableau I, p. (298) und Modèles), kann die Autorität Soldani's, Terquem's und Williamson's nicht aufwiegen.

(15) Zu dieser Behauptung halte ich mich für berechtigt, weil Anwendungsversuche an meinen unzählbaren Miliolinen rezenten und fossilen Ursprungs, die hunderten von Kilo der ursprünglichen Materialien entstammen, meine Annahmen tadellos bestätigten; von den leicht zu beschaffenden, sind die zahlreichen hierhergehörigen Formen des Wiener Tertiärbeckens und des galizischen Neogens für diesen Zweck sehr geeignet.

(16) Die Grundform ist von einem Viereck umgeben; die verbindenden Striche bedeuten, daß der allmähliche Übergang festgestellt wurde; der Pfeil zeigt die beobachtete Vermittlung zu anderen Gruppen oder Untergruppen an, die punktierte Linie deutet einen klaren Zusammenhang an, ohne daß die Übergänge angetroffen wurden. Die in () eingeschlossenen Formen wurden zwar nicht an den beschriebenen Fundorten, aber in ihrer Nähe gefunden.

(17) Diese zwei sog. „Arten" d'Orbigny's verdanken ihre Entstehung der mit Unrecht vielgeschmähten, genauesten Unterscheidung aller Einzelheiten, die für die Nachfolger unbedingt mehr Wert hat, als das unbegründete, großzügige Zusammenziehen aller möglicher Formen unter einem Namen; siehe z. B. *Miliolina bicornis* Brady (Challeng., t. VI, f. 9, 11, 12) oder *Miliolina seminulum* nach Goës (Arctic, t. XVIII, f. 838 a—n, t. XIX, f. 840—843).

(18) Diese Benennung wurde von Terquem, 11 Jahre vorher, an eine andere, zufälligerweise auch in diese Untergruppe gehörige Form aus dem Pariser Eocen, (Paris, p. 183, t. XX, f. 6) vergeben.

(19) Die sehr stark quergewellte typische *undulata* d'Orb. ist z. B. im Hafen von Lussin piccolo häufig.

(20) Als Hauptmerkmal dient Millett die Schrägstellung der mittleren Kammern; die Beobachtungen an den istrischen Spiroloculinen und Miliolinen lieferten genügende Beweise, daß die Schrägstellung von vielen angenommen wird, und daher nur untergeordnete Abarten begründen kann. Millett's f. 1 und 3 gehören zu *milletti*, f. 2 zu *bosciana*, f. 4 zu *fusca* oder *agglutinans*.

(21) Die Abbildung WILLIAMSON's läßt vermuten, daß sie nach einem, an der Mündung stark beschädigten Exemplare angefertigt wurde; GOËS' *angulata* WILLIAMSON (Arctic, t. XX, f. 858, t. XXI, f. 859) steht zu der Varietät WILLIAMSON's in gar keiner Beziehung, ebensowenig wie GOËS' *elegans* WILLIAMSON (Arctic, t. XX, f. 857) zu WILLIAMSON's f. 195.

(22) Auffälligerweise steht die Lippe bei unseren hierhergehörigen Miliolinen recht weit von der Mündungsfläche, so daß der freie Durchgang verhältnismäßig groß ist; bei Formen aus größeren Tiefen (BRADY, Challeng., t. IV, f. 1—4), oder höheren Breiten (GOËS, Arctic, t. XXII, f. 871, t. XXIII, f. 894—903, t. XXIV, f. 904, 905) steht die Lippe so nahe der Mündungsfläche, daß nur eine linienförmige Spalte offen bleibt; diese Veränderung wird den geänderten Lebensbedingungen zuzuschreiben sein.

(23) BRADY bezeichnet die Abbildung Challeng. t. IV, f. 3, die die typische *subrotunda* MONTG. am besten wiedergibt, und eine stark entwickelte Lippe aufweist, entgegen seiner eigenen Unterscheidung (l. c. p. 169), als die lippenlose *circularis* BORNEMANN.

Die Abbildungen dieser Abhandlung sind in 50facher Vergrößerung.

Literaturverzeichnis.

BRADY, H. B.: Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger. London 1884.

—: Analysis and Descriptions of the Foraminifera; in: The Ostracoda and Foraminifera of Tidal Rivers. Annals and Magazin of Natural History, October 1870.

CHAPMAN, F.: Foraminifera from the Lagoon at Funafuti. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. 28 1901.

—: On the Foraminifera collected round the Funafuti Atoll from Shallow and Moderately Deep Water. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. 28 1901.

DEŽELIĆ, V.: Foraminifere jadranskoga mora. Glasnik hrv. naravoslovnoga društva. Agram 1896.

D'ORBIGNY, A.: Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes. Ann. des Sciences Naturelles. Paris 1826.

—: Modèles de Céphalopodes microscopiques vivans et fossiles, représentant un individu de chacun des genres et des sous-genres de ces Coquilles. Paris 1826 und 2. Ausgabe 1843.

—: Foraminifères in M. Ramon de la Sagra, Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba. Paris 1839.

d'Orbigny, A.: Die fossilen Foraminiferen des tertiären Beckens von Wien. Paris 1846.
Egger, J. G.: Foraminiferen aus Meeresgrundproben, gelotet von S. M. Sch. Gazelle. Abhandl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 18, II. München 1893.
Goës, A.: On the Reticularian Rhizopoda of the Caribbean Sea. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar B. 19 No. 4. Stockholm 1882.
—: A. Synopsis of the Arctic and Scandinavian Recent Marine Foraminifera hitherto discovered. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar B. 25 No. 9. Stockholm 1894.
—: „Albatross"-Foraminifera. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College Vol. 29 No. 1. Cambridge, Mass. U. S. A., 1896.
Jones, T. R. and F. Chapman: On the Fistulose Polymorphinae, and on the Genus Ramulina. Linn. Soc. Journ. Zoology Vol. 25. London 1896.
Karrer, F.: Zur Foraminiferenfauna in Österreich. Sitz.-Ber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Bd. 55, I. Wien 1867.
Lamarck, J. de: Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres. T. 7. Paris 1822.
Lorenz, J. R.: Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien 1863.
Millett, F. W.: Report on the Recent Foraminifera of the Malay Archipelago collected by Mr. A. Durrand: Part 1—17. Journal of the Royal Microscopical Society. London 1898: 1—3; 1899: 4—6; 1900: 7—9; 1901: 10—12; 1902: 13; 1903: 14, 15; 1904: 16, 17. — A. Durrand: On Anchor Mud from the Malay Archipelago. Journal of the Royal Microscopical Society. London 1898.
Schlumberger, C.: Révision des Biloculines des grands fonds. Mémoires de la Société Zoologique de France, IV. Paris 1891.
—: Monographie des Milioilidées du Golfe de Marseille. Mémoires de la Société Zoologique de France, VI. Paris 1893.
Schultze, M. S.: Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.
Terquem, O.: Essai sur le classement des animaux qui vivent sur la plage et dans les environs de Dunkerque. Paris, I 1875, II 1876, III 1881.
—: Les Foraminifères et les Entomostracés-Ostracodes du Pliocène supérieur de l'île de Rhodes. Mémoires de la Société Géologique de France Sér. 3 Tome 1 No. 3. Paris 1873.
—: Les Foraminifères de l'Éocène des environs de Paris. Mémoires de la Société Géologique de France. Sér. 3 Tome 2 No. 3. Paris 1882.
Williamson, W. C.: On the Recent Foraminifera of Great Britain. Ray Society. London 1858.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids.

I. The Life-History of a New Actinomyxidian, *Tetractinomyxon intermedium g.* et *sp. nov.*

By

Dr. **Iwaji Ikeda** (Tokyo).

(From the Imperial College of Science & Technology, London, S. W.)

(With Plate 10 and 1 Textfigure.)

In July 1910, during a stay at the Marine Biological Laboratory at Plymouth, I had occasion to examine an individual of *Petalostoma minutum* KEF. which was heavily infected with a species of Actinomyxidian. Unfortunately, however, I could not examine the parasites closely in the fresh state, since the dissection of the worm was rather hastily done for the purpose of fixing another sporozoon *(Selenidium)* which inhabited the same animal. Since then, I tried in vain to find any Actinomyxidia again in about 400 living specimens of *Petalostoma* which I examined for the purpose of other studies, until June of this year, when for the second time I came across a host which was quite as heavily infected with the same parasites as in the former case. Owing to this second discovery, I have been able not only to complete my former deficient observations on the parasites in the fresh state, but also to add some important new facts to those already made out with regard to their life-history. After long and repeated observations on these organisms, by means of some well manipulated preparations, I have reached the conclusion that they are an undescribed Actinomyxidian, and that they shew in the so-called propagatory reproduction many important

characters affording a clue for the solution of the important problem about reproduction in the whole group of Cnidosporidia, which has lately given rise to so many divergent views. This heterogeneity of views, is, in my opinion, brought about through three main causes, i. e. (1) in some (or all?) groups there are two different complicated modes of reproduction (the multiplicative and the propagatory), (2) no satisfactory observation has been made on the true genetic relation between the amoeboid germ of a spore and the propagatory cells, which should exist throughout the multiplicative reproduction, if it is present, and (3) most observations hitherto made in connection with the propagatory reproduction are, unfortunately, not free from some gaps of a more or less serious nature, which are apt to lead observers to confusions or misinterpretations. How thick these difficulties lie in our line of investigation may be readily imagined from seeing Schröder's recent rectification (1910) of his former views (1907) with regard to the propagatory reproduction of *Sphaeromyxa sabrazesi*, or better from comparing the two irreconcilable views held respectively by Keysselitz (1908) and Mercier (1909) with regard to the reproduction and sexuality in one and the same species, *Myxobolus pfeifferi*. Besides, in all cases hitherto dealt with, difficulties seem to have been considerably increased by the facts that the processes of spore formation are, as is the case with Myxosporidia and Actinomyxidia, extremely complicated and irregular; and that the organisms are, as is the case with Microsporidia, too tiny for being submitted to exact observation. These natural hindrances being unavoidable to some extent, a more fruitful method of investigation would be to choose those cases in which the organisms are of a moderate size and their developmental processes are less complicated and more regular. The present case which I have worked out seems to me to be one of the most suitable which can well meet these necessary conditions, excepting only that inconvenience which lies in the extreme rarity in the occurrence of infection. Here infection, if it occurs, is so intense that the whole coelom of a host is entirely occuppied by an enormous swarm of parasites and an almost complete series of developmental processes, which are conspicuously regular, is without much exertion picked up even within the small area of a microscopic field. Thus, I was able, I believe, to follow every step of development, beginning with the youngest stage of a pansporoblast. The following contribution contains the principal results of my studies on the life-history of this new actinomyxidian, and may, as I hope, throw some light upon those

difficult problems of classification and reproduction in Cnidosporidia. As to these two problems, I have reached the conclusion that the Actinomyxidia as now defined are an unnatural group, and in the new parasites conjugation underlies the sporoblast development. As will be seen later, I have not discovered the slightest indication of the presence of multiplicative (asexual) reproduction in the present case, notwithstanding that hundreds of living specimens and preparations of the gut and coelomic fluid of the hosts have been carefully examined by me. A similar thing has already been pointed out by CAULLERY and MESNIL (1905) in their joint work on *Sphaeractinomyxon štolci.* The only thing I can say here is that in the present case the sporoplasm or amoeboid germ may become liberated in the body-cavity of one host and may cause an auto-infection without passing through a schizogonic development.

As to the technique here used, there is very little to be said, chiefly because, on the two occasions on which I discovered the parasites, they sprang up so unexpectedly that I could not indulge myself in selecting methods, fearing that any tardiness in manipulation might cause undesirable disintegrative modifications in the parasites already spread with the coelomic fluid over a coverslip. So I had to fix them as soon as possible with SCHAUDINN'S solution which served best for other researches of mine. Only once osmic acid was tried for fixing, but with very bad effects. The stains which I used were (1) borax-carmine, suitably extracted with acid-alcohol after over-staining, (2) acidified DELAFIELD'S haematoxylin, and (3) the first and the second used together successively. Of these methods tried, fixing with SCHAUDINN'S solution and the third method of staining were found most successful.

It may be mentioned here, that in the following I have not assigned any special section to a historical review of our knowledge of reproduction in Cnidosporidia, knowing that the latest monograph of AUERBACH (1910) on this group contains every detail about this subject, amongst others.

Before leaving this introductory part, I must express here my sincerest thanks to Prof. Adam SEDGWICK, F. R. S., through whose generosity and kindness I became one of the happiest research-men in his laboratory. I am also very greatly indebted to Mr. Clifford DOBELL, through whose guidance and untiring encouragements I have been able to finish the present work, as well as my studies in connection with other sporozoan parasites of *Petalostoma*, — the publication of which, I hope, will soon follow.

I. Full-grown Spores and the escape of the sporoplasm.

For the sake of convenience of description, I will begin with the structures of full-grown spores. Fig. 26 (Plate 10) represents one of the full-grown pansporoblasts, a stage which is very abundantly met with in the coelom. When seen in the fresh state, it looks like a small, (measuring about 20—25 μ in diameter) and spherical or slightly ovoid sac containing eight very small and somewhat refringent spores (*sp.*). In spite of the fact that the whole body is entirely colourless and fairly transparent, an inspection of it in the fresh condition in the coelomic fluid or in a physiological salt-solution, is of little value, as it enables us to get no clear insight into the structures of the spores. It permits us only to ascertain some external aspects of the latter and the presence of three highly refringent polar-capsules in each. In the fixed and stained condition, on the contrary, every structural detail is seen quite distinctly. First of all, the pansporocyst [1]) comes out as a distinct structure which still has imbedded in its substance two more or less flattened nuclei standing in most cases opposite to each other (*p. n.*). The eight spores which lie freely inside the sporocyst, are seen each as a very small tetrahedral body, about 7—8 μ high and thick, which is provided with two thin membranous sporal envelopes (*ep. sp.* and *end. sp.* in figs. 26—28). The dimensional variation of spores above referred to is solely due to the difference in size of the space which lies between the two sporal envelopes. The spore proper, which is tightly coated with an endospore, is of a constant size, *i. e.* about 6 μ in diameter. A clear idea of this may be obtained from comparing the two figures, figs. 27 and 28, though they are shewn on different scales of magnification. This space is smaller in young spores and its gradual increase in dimension seems to be brought about by a gradual accumulation in it of a fluid which fills up the whole sporocyst. A similar thing is observable in the case of the latter. In earlier stages it rather tightly encloses the eight masses of developing sporoblastic cells, while it is enormously dilated at the final stage of spore-formation. Its dimensions vary from about 15 μ to 30 μ in diameter (compare figs. 21, 26 and 29). In these three figures, fig. 21 illustrates a stage which shows the first nuclear divisions in the zygotes in a

[1]) I use the word "pansporocyst" for the envelope which invests the whole pansporoblast.

sporocyst, and fig. 29 a sporocyst in which the eight fully-formed spores are seen casting off their epispores. The swelling both of the sporocyst and the epispore should be certainly attributed to their absorption of certain fluids, which causes the subsequent rupture of both — setting the spore-contents free.

The epispore is a very thin-walled sac of the shape of a tetrahedron, and always contains three vermiform nuclei which are disposed in such a way that they occupy three corners of the tetrahedron. The surface at the angles of which these nuclei lie always confronts the sporoplasm (*s. pl.*) which is situated at the base of the also tetrahedral endospore (see figs. 27 and 28). Thus a spore may well be compared with two tetrahedral boxes, one inside the other. As the endospore is perceptibly thinner than the epispore and closely attached to the spore proper, it is often, especially in earlier stages, hardly visible as a very distinct membrane. Nervertheless, in older spores with a considerably swollen epispore it is clearly seen as a distinctly defined tetrahedral sac, which contains only one vermiform nucleus closely applied to one of the three basal edges of the spore (see *end. sp.* and *end. n.* in figs. 27 and 28). Within the endospore is the spore-proper, which consists of three polar capsule-cells and the sporoplasm; the former being placed so as to occupy that angle of the tetrahedron which is free of episporal nuclei. The polar capsules are so exceedingly small in size, (being about 2,5 μ in height), that I have been unable to recognise much structure in them. They are conical and homogeneous masses of highly refringent and slightly yellowish substance. Each of them has a comparatively large nucleus lying near to the lower broad end of the cell. It is of the shape of a disc with a thickened edge and consists of a dense, apparently structureless, mass of chromatin-substance. Each polar capsule has, at its apex, a highly refringent granule.

The sporoplasm is, in the preserved condition, a spheroidal cell (*s. pl.* in figs. 27—29), measuring about 4,5 μ in diameter. The finely granular cytoplasm contains always, when the spores are fully developed, two more or less closely apposed nuclei, one larger than the other (*gc.* and *s* in fig. 28). Both nuclei (which measure respectively about 1,5 μ and 1,2 μ) in diameter, are of a spherical shape and are of nearly the same structure, that is, a delicate nuclear membrane, a faint linin net-work, many minute chromatin particles lying mostly peripherally, with a few on the linin threads, and a central karyosome.

What has been so far given for the structure of spores, (excepting the rupture of the epispore), can be equally well applied not only to the fully-formed spores in a swollen pansporocyst, but also to those free single-coated spores which are abundant in the coelom of the worm. So that we see every condition the same in both free and encysted spores: an uninucleate tetrahedral endospore, three uninucleate polar capsule cells, and one binucleate sporoplasm.

What I was at first greatly struck with is the fact that in the coelomic fluid there is present an enormous number of apparently broken parts of spores entirely devoid of sporoplasm. They consist sometimes of the three polar cells and a part of the endospore still containing its nucleus, sometimes of only the polar cells, grouped or separate. An equally interesting fact is that the coelomic fluid also contains a tolerably large number of small and wholly naked cells which are always binucleate (Fig. 1). Without further description, it would occur to everybody's mind that these facts might indicate the possibility of the liberation of the sporoplasm by dehiscence of the sporal envelopes and, ultimately, of thus initiating an autoinfection. I hesitated for a long time to believe in these suppositions which in other known cases still remain very doubtful (cf. "Autoinfection" in Auerbach's Monograph, pp. 66—68). But after long and careful observations, I have now been enabled, I believe, to see the two assumptions verified by some positive evidence. Firstly, there may be recognised a remarkable morphological resemblance between the sporoplasm of a full-grown spore and the free bodies in question (see figs. 1, 27 and 28). There could hardly be found any morphological difference between the two structures, unless it is in their sizes, since the free bodies and their two nuclei are, in general, very slightly larger than a sporoplasm and its nuclei. They are quite the same in all other respects including, of course, their staining reactions. Secondly, those sporal remnants such as the endospore and the polar capsule cells, dispersed or grouped, could only be accounted for as the results of the breaking down of full-grown spores. It must, however, be admitted that during the operation of spreading the coelomic fluid over a coverslip some pansporocysts and spores might have been artificially broken. But even then, it seems hardly imaginable that such a minute thing as a spore, tightly clothed with an endospore, could be broken into pieces in consequence of being simply spread out with the coelomic fluid. Besides, although I have seen some advanced pansporoblasts which were no doubt artificially compressed or

broken, and had partly shed their spores, yet I have not met with any single case in which these pressed out spores had been injured in any way. They are in a perfectly normal condition. Thirdly, I have obtained another very important piece of evidence supporting the hypothesis of autoinfection in the present case. This is the curious behaviour of the amoeboid coelomic corpuscles[1]) of the host, which (like phagocytes) devour the sporal remnants already mentioned. As in the case of other phagocytes, they are found vigorously swallowing and digesting very many polar capsule cells, thus acquiring an enormously corpulent body two or three times as large as those not feeding. While many of these ingested capsule cells are partly or fully digested, being much deformed and absorbed, others are found less damaged or even nearly normal, so as to keep their original shape and structures. Some of the capsule cells are found singly, others grouped together, mostly in threes. I have often detected leucocytes which have already swallowed a certain number of the remnants, and appear to be ingesting still more. Now the spore remnants must have been ingested before the worm was opened, and therefore the spores must have ruptured also before the making of the preparations. In other words, the sporoplasm must have been liberated in the same host.

The three facts and their probable explanations given above, are the principal grounds upon which my belief in the liberation of sporoplasm in the same host is founded. As to the further behaviour of the sporoplasm after liberation, leading to pansporoblast formation, a full description will be given in the following section. One thing I want to add here, and that is that, although I believe in the possibility of an autoinfection in the present case, I am not going to insist that this is the only way of infection, and that a multiplicative or schizogonic reproduction is absolutely suppressed; because I find no conclusive reason for affirming or denying either of these views.

As far as the general morphology of a fully-developed pansporoblast is concerned, the present organisms undoubtedly belong to

---

[1]) There are, in *Petalostoma minutum*, two kinds of coelomic corpuscles: one is coloured (reddish) and is of a spheroidal shape, and the other colourless and provided with numerous slender pseudopodia. The latter are those under consideration. They have an extraordinary ability to devour all waste matters and harmful products in the ceolomic fluid, for instance decayed red-corpuscles and their fellows, bacteria, dead egg-cells of the worm, spores of a microsporidian parasite (*Nosema sp.*?), etc. Details of this will be given in another paper.

the Actinomyxidia, which Caullery and Mesnil (1905) elevated to an independent suborder of the group Cnidosporidia (Doflein). But this identification could not be carried further than referring simply to the presence of a binucleate pansporocyst and to the number (8) of spores of a ternary symmetry. All other qualifications ascribed to this new suborder by Caullery and Mesnil, followed by several other authors, especially Doflein and Auerbach, are wholly inapplicable to the new parasites of *Petalostoma*. The present species shows no trace of such characters as the singleness of the sporal envelope, and the multinucleate sporoplasm or its differentiation into numerous (at least 8) uninucleate sporozoites. Besides, the present species shows, as I shall soon show, no such developmental phenomenon as "Tissu germinal se développant hors des spores, y pénétrant à maturité . . ." (extracted from Caullery and Mesnil's diagnosis of the Actinomyxidia). That phenomenon occurs, according to Caullery and Mesnil, in *Sphaeractinomyxon stolci*, and also according to Lèger (1904), in a species of *Triactinomyxon*. It may be mentioned here that in the present species all the spore-constituents develop out of one original zygote and remain to the last as a definite inseparable mass. This is a process confirmed by previous observers in many myxosporidian and some microsporidian forms. Of the peculiar characteristics of the present species, so far enumerated above, the doubleness of the spore-envelopes seems to be quite unique in the whole group of Cnidosporidia. The binucleate stage of the sporoplasm which so remarkably distinguishes the new species from all known Actinomyxidia, bears a striking resemblance to that already described by many observers in a great many myxosporidian and some microsporidian spores. The presence of a binucleate pansporocyst containing eight spores cannot be regarded as a character exclusively possessed by the Actinomyxidia, since the same thing occurs in some Microsporidia of the genus *Thélohania* (c.f. the latest work of Mercier (1909) on *Thélohania giardi*). It may be asserted also that a binucleate pansporocyst is formed in some Myxosporidia, for instance, *Sphaeromyxa sabrazesi* (Schröder, 1907) and *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz, 1908, and Mercier, 1909). Thus compared, the present new species resembles the Actinomyxidia only because the spores are of a ternary symmetry. This seems to represent one of the most peculiar characteristics of the Actinomyxidia, since myxosporidian and microsporidian spores are, as far as is known, of a binary or bilateral symmetry. Still it ought to be mentioned here that recently Awerinzew (1908)

has reported an interesting case of abnormal spore-formation in *Ceratomyxa drepanopsettae*, in which the otherwise binary spores are of a ternary construction. He observed "Sporen, welche aus drei Schalenklappen bestehen und dementsprechend auch drei Polkapseln und bald zwei, bald drei Kerne in der Zelle des Amöboides selbst bestehen". This singular phenomenon in *Ceratomyxa drepanopsettae* may possibly indicate the existence of some myxosporidian spores which are of a ternary instead of a binary symmetry.

If all these relations are taken into consideration, it will be easily seen that the present species has some important characters common both to Actinomyxidia and Myxosporidia, while it is most closely allied to the former group as regards the general morphology of fully developed pansporablasts. Seen from this point of view, it may be reasonably admitted that in this species we should find a link connecting the two suborders with each other. For this new form I have adopted the following name:

Tetractinomyxon intermedium, g. et *sp. nov.*

The new genus may be diagnosed by means of its spores in the following way:

Spores tetrahedral; two spore-envelopes present, the epispore (formed from three cells) and the endospore (formed from one cell); three polar capsules (each with a nucleus) in the endospore; sporoplasm containing two nuclei of unequal size.

As a natural consequence of establishing this new genus, a fundamental alteration in definition should be given to the group Actinomyxidia as defined by CAULLERY and MESNIL (1905).

I propose the following provisional emended definition:

Sporozoa,[1]) composed in the later stages of development of a two-celled general envelope (pansporocyst) containing eight spores of a ternary symmetry; spore envelope single or double and consisting of several cells; the spore containing three polar capsules and a sporoplasm which is binucleate, multinucleate or differentiated into a number of uninucleate sporozoites.

CAULLERY and MESNIL's definition runs as follows: — "Sporozoaires se composant à l'état adulte d'une enveloppe générale bicellulaire et de huit spores à symmétrie ternaire, à paroi pleuricellulaire et à trois capsules polaires avec filament spiral. Tissu germinal se développant hors des spores, y pénétrant à maturité, formant une masse plasmodiale multinucléée ou un certain nombre de sporozoites uninucléés."

[1]) See p. 264.

Those characters expressed in the lower half of the old definition, do not apply to the whole group, but rather to a subdivision which includes all genera hitherto established. Thus it seems legitimate to classify the Actinomyxidia into two subdivisions which are distinguished from each other mainly by possessing or wanting those characteristics in question. The following classification will serve to make the system clearer:

Actinomyxidia {
- Simplicia — *Tetractinomyxon (g. n.)*
- Multiplicia — {
  - *Hexactinomyxon*
  - *Triactinomyxon*
  - *Synactinomyxon*
  - *Sphaeractinomyxon*
}
}

Of the six known species, *Sphaeractinomyxon stolci* Caul. and Mesn. has spores which are, as in the present species, devoid of any processes. But the two species differ markedly not only in the size, but also in the shape and structure of the spores. In *Sphaeractinomyxon* the spores are globular and are provided with three suture-like ridges meeting at angles of 120°; in *Tetractinomyxon* they are tetrahedral and have a quite smooth surface.

II. Pansporoblast formation and conjugation.

The pansporoblast formation starts with an association of two free sporoplasms which are, as already stated, abundant in the coelom of *Petalostoma*. Many of these sporoplasms are quite free and solitary (fig. 1) while some are grouped into a loose, irregular, often discontinuous string or crowd consisting of a small number, say 3—10. At first sight, these might lead us to think that asexual reproduction had taken place in these crowds. But a little closer examination will soon reveal that there is no more organic connection between the cells than a slight attachment of some of them in pairs. There cannot be detected any traces of nuclear or cell divisions in them. All of these cells, solitary or crowded, possess the same morphological features as the sporoplasm of a spore (cf. fig. 1 and figs. 27 and 28). That is, the shape and structure of the cell-body and the two nuclei are perfectly similar in both elements. The slight increase in bulk (from 4,5 μ to 4,7 μ in diameter) of the free cells must be due to the growth of the sporoplasm after liberation, a phenomenon which is most distinctly recognisable later during pansporoblast formation. The crowding together of the free sporoplasms seems to signify something, and is probably an action pre-

paratory to the association which ensues. When two sporoplasms are in association, the two cells are so closely pressed together that they come in contact over a comparatively broad area (see fig. 2). During the association no considerable cytological change seems to take place in either the cell-body or the two nuclei; the only noticeable thing is that both become slightly more voluminous (5—5,3 μ in cell-diameter) than those of the solitary sporoplasms (4,7 μ on an average). The two characteristic nuclei are still in close contact, and are oriented at random with regard to the contact-plane. It must be noted here that these nuclei at the stage of association or before it, are not always easily seen as two distinct structures, chiefly owing to the very small sizes of the whole cells and to the overlying positions of the nuclei. Still, careful focussing will disclose the true nature of the apparently unusually large sized and oblong shaped single nuclei. That a similarly vexing decision was experienced by previous observers in other organisms of a larger size, is seen from MERCIER's paper (1909). According to MERCIER's citation, THÉLOHAN remarks: — "Le sporoplasma renferme toujours deux noyaux qui sont le plus souvent accolés l'un à l'autre d'une façon plus ou moins étroite, de telle sorte que, dans certaines cas, il parait plutôt y avoir un noyau unique un peu allongé et un peu étranglé".

The next process following the association is a cell-division which occurs in each of the two associating sporoplasms. To my regret, I have not found any case indicating the very beginning phases of this division.[1]) What I have got is always at such a stage as shown in fig. 3, where a smaller cell containing a smaller nucleus is already budded off from a larger cell with a larger nucleus. Not the least doubt could be entertained as to the origin of these two kinds of nuclei allotted to the four cells thus formed. Rarity in stages showing division processes would imply that they take place very quickly because the nuclear division is already finished a long time previously. Anyhow, the two smaller cells thus produced are destined to form a pansporoblast envelope (pansporocyst) and the two larger cells two gametocytes — each later giving rise to eight gametes. We may therefore very reasonably regard the two different nuclei, which are present in associating, solitary, and spore-sporoplasms, as a somatic (the smaller) and a gametocyte (the larger) nucleus. As I shall presently show, the two nuclei have come into existence through a precocious division of a single germ-nucleus in a developing sporoblast-mass.

[1]) See postscript, p. 267.

After being budded off, the two pansporocystic cells begin to move apart, turning round the two gametocytes (see figs. 3—5) until they stand opposite to one another (fig. 6). When they reach this position, the sporocystic cells become thinned, spread out, and continuous with each other so as to form a complete cyst round the gametocytes (fig. 6). This stage represented in fig. 6, completely corresponds with the stage illustrated in fig. 13 in Caullery and Mesnil's paper on *Sphaeractinomyxon štolci*. It also resembles very much that which is represented in fig. 45 in Keysselitz's work on *Myxobolus pfeifferi*. Caullery and Mesnil, however, were not able to make out clearly how such a stage had arisen, notwithstanding that they saw some few earlier stages represented by small free cells which contain one or two nuclei of various sizes. Keysselitz (1908), on the contrary, explicitly declares that the stage under consideration is brought about by a coalescence of two propagation-cells ("secondary" in his sense) which performed beforehand an unequal division. This view of Keysselitz, which corresponds with mine in the present case, was absolutely rejected by Mercier (1909) who also worked out the spore-formation in *Myxobolus pfeifferi*. According to Mercier's view the 2-celled condition of a secondary propagation-cell seen by Keysselitz has nothing to do with the result of any cell-division, but really represents two anisogamous gametes attached for conjugation. According to Mercier, the "Sporocystenhüllekerne" of Keysselitz and "noyaux des cellules parietales" of Caullery and Mesnil appear far later, each being formed from a sporoblastic syncytium. Quite an analogous fact was pointed out by Schröder in his first paper on *Sphaeromyxa sabrazesi* (1907). But he now (1910) totally discards the fact, as he tries to explain the origin of these nuclei on Keysselitz's principle. According to Schröder's new views, those two nuclei (one smaller than the other) of the youngest pansporoblast, which he formerly explained as derived directly from those abundantly preexisting in the plasmodium, are in reality produced by an unequal division of an originally single nucleus which has already acquired a certain quantity of cytoplasm as a cell-body. Two such binucleate cells come into association and together form the rudiment of a pansporoblast. Recently Awerinzew (1908) has also observed, in *Ceratomyxa drepanopsettae*, a precocious formation of the so-called reduction-nuclei, corresponding to the pansporocyst-nuclei, at the outset of the pansporoplast-formation. But the author explains the origin of these two nuclei in a peculiar way; that is, they are the division-products of two nuclei which are also formed

by a division of a single nucleus which is present in an amoeboid germ. For insisting on this view, the author's grounds may be said to be too weak, since he testifies or illustrates nothing of this important fact, (if such it be), of the first nuclear division in an amoeboid germ. What he says of it is, at any rate, an assumption. So, the two karyokinetic figures in an amoeboid germ shown in his figure 14, may be well interpreted as representing two independent nuclei, which have been brought together by an association of two amoeboid germs. Lastly, AUERBACH (1910) also reports, in the case of *Myxidium bergense*, that at the commencement of a vegetative stage there occurs a phenomenon comparable to an association between two free amoeboid germs. Through a curious process of reduction (?) of chromatin-mass in one of the copulants (?), two germs become fused into a mass in which one larger and one smaller nucleus are included. These two nuclei never fuse, and later give rise by repeated divisions to a large number of nuclei present in a growing plasmodium. Whether this fusion of two germs is a mere association or a conjugation, is still uncertain.

After this stage, the rudiment of the pansporoblast begins to undergo a long but regular series of developmental processes which end in the maturation of gametes, meanwhile growing as a whole into a larger and larger body. The main course of these processes is very much like that described by CAULLERY and MESNIL in *Sphaeractinomyxon štolci*, though with the important exception that gametes are here of an isogamous instead of an anisogamous type. The two gametocytes, which we may call α and β, enclosed within a pansporocyst, are at first entirely equivalent to each other as regards their size, shape, and structure (fig. 6). But that they are physiologically different in nature, is shown by the fact that one of the two commences its division always in advance of the other, so that in consequence a 3-celled stage (fig. 7) is brought about. In this stage one cell of a larger size is one of the original gametocytes, while the other two smaller cells are descendants of the other gametocyte. The nuclear division which is often seen in multiplying cells, is of a very simple type of mitosis (see figs. 9, 10 and 16); a few achromatic fibres being seen connecting two thick masses of chromatin lying at the poles, and nothing more. After a certain period of rest, the two smaller cells (α_1 and α_2) divide again in their turn, so that the pansporoblast now enters into the 4-cell and, subsequently, the 5-cell stages. Fig. 8 represents a pansporoblast in which either α_1 or α_2 has divided into two and the other (having a larger and

darker nucleus) is preparing to divide; while in fig. 9 the latter is in division. When four smaller cells which correspond to α_{11}, α_{12}, α_{21} and α_{22}, are produced, then the second gametocyte (β) begins to divide in its turn. Fig. 10 represents the four smaller cells from α, and β just in division; and fig. 11 the former, and the latter after division into β_1 and β_2. As is shown in figs. 7—11, the β cells can be fairly distinctly distinguished from the derivatives of α by possessing a larger, more coarsely reticulated, and less stainable nucleus. It is also noticeable that up to the stage represented in fig. 11 not only the whole pansporoblast has gradually grown larger, but also all constituent cells, especially their nuclei, have increased in size, so that there is a marked difference in size between the starting stage (fig. 3) and the six-celled stage (fig. 11). Next, the four derivatives of α divide again into eight cells in all and, in consequence, the pansporoblast reaches the 10-cell stage — which consists therefore of α_{111}, α_{112}, α_{121}, α_{122}, α_{211}, α_{212}, α_{221}, α_{222}, β_1 and β_2. Fig. 12 illustrates a surface view of this, representing the two cells β_1 and β_2 and five of the eight α-derivatives which are now the immature gametes formed from α. It is highly probable that this 10-cell stage lasts for a comparatively long period, since we see in the coelomic fluid an extraordinarily large number of the pansporoblasts at this stage. It is interesting to note that most of these have a curious aspect on account of the shape of the nuclei of the α derivatives. As is shown in figs. 13 and 14, (of which the former represents a surface view of an entire pansporoblast and the latter a whole view of one a little compressed), all the nuclei under consideration are of a peculiar amoeboid shape and are remarkably condensed. Further description will make clear how this peculiar behaviour of the nuclei is related to chromatin-reduction in the gamete cells.

The two β-cells which have been for long in a resting state now start to divide again and give rise first to the 12-cell stage and then to the 16-cell stage (see figs. 15, 16, and 18). The cells in the pansporocyst at this stage are therefore α_{111}, α_{112}, α_{121}, α_{122}, α_{211}, α_{212}, α_{221}, α_{222}, β_{111}, β_{112}, β_{121}, β_{122}, β_{211}, β_{212}, β_{221} and β_{222}. The two cells having large and vesicular nuclei represented in fig. 14, have been produced by the first division, while those four undergoing mitosis in fig. 16 are in the third division.

Immediately after the first division of β_1 and β_2, all eight descendants of α begin to undergo the process of chromatin reduction. The reduction is performed by a very simple process, in which a

much condensed nucleus becomes constricted at the middle into two smaller globular bodies which subsequently detach themselves from each other. In fig. 15 six such cells are represented, all of which distinctly show the phenomenon at different stages. Generally speaking, one half of a constricting nucleus is from the beginning very slightly larger and less condensed than the other half. This larger part is destined to become a gamete nucleus. It swells up gradually into a larger vesicular nucleus, meanwhile reassuming the original shape and structure (see fig. 16). The other smaller and more condensed part never gets swollen, but on the contrary, dwindles (compare those in figs. 15 and 16). These nuclear fragments are obviously to be regarded, I think, as reduction chromatin cast off by a maturing gamete nucleus. They are, subsequently, thrown out of the gametes (see *r. ch.* in figs 17—21). After eight chromatin-masses have escaped out of all the α-gametes, then an exactly similar reduction phenomenon takes place in the eight β-gametes.

Of the four fully sketched cells represented in fig. 17, the two with large vesicular nuclei are two α-gametes and the two others two β-gametes in which the reduction is just occurring; three of the already expelled chromatin-bodies are represented in the above figure, the remainder lie deeper and on the other side of the group of cells. The reduction chromatin bodies are finally expelled likewise out of the eight β-gametes, so we have now sixteen small chromatin bodies of a similar size, which are found scattered freely inside the pansporocyst. The eight new gamete nuclei (β-gametes) after reduction swell up and assume the same size and structure as those of the other eight gametes (α-gametes). When they attain this stage, both sorts of the gametes, which are derived from two different original cells, are, therefore, quite indistinguishable from each other.

Then the sixteen gametes begin to conjugate in pairs, so as to produce eight couples. Fig. 18 represents a cyst in which conjugation is just at the commencement; seven couples and two gametes before conjugation. These two unattached gametes, present in this particular case, seem to be somewhat abnormal, for they have unusually small nuclei. The sixteen extracellular chromatin-bodies are found dispersed inside the cyst which is now more expanded than in earlier stages. Conjugation commences in a very peculiar way. As is shown in fig. 19, the pairs of conjugants become so closely pressed together that their nuclei come into direct contact

with each other in the plane of contact of the cells (see fig. 18). After this, plasmogamy takes place (fig. 19) and then karyogamy (fig. 20) so that the cyst finally contains eight zygotes. Nuclear fusion seems to last for a very short duration, since it was only rarely found in a large number of cysts at similar stages. The majority of them are either in the state of plasmogamy or in the stage of the first division of the zygotes (see fig. 21). Lastly, I have to mention one thing more about the extracellular chromatin bodies in connection with conjugation. For they too seem to possess an inclination to conjugate. I have very often seen many of them in a cyst coupled together and, not rarely, partly fused into a dumb-bell shaped or oblong body. But they never fuse completely or develop into anything, but become sooner or later separated and, ultimately, perish totally.

The association, the pansporoblast formation, the gametogenesis, and the conjugation, so far given in the foregoing description, are continuous processes which are comparatively simple and conspicuously regular. They leave us little doubt with respect to their respective phenomena and mutual relations. Thus they show, in my opinion, a more or less marked contrast to those known in other cases where complication and irregularity have made observations and interpretations more difficult. I have already introduced the different opinions of recent observers regarding association and the first steps of pansporoblast formation, so I will not refer to them again. Here I will merely say that in spite of some disagreements in various authors' interpretations, I am strongly inclined to believe in the existence, at least in Myxosporidia and Actinomyxidia, of association between two different individuals as a preparatory act to sexual reproduction or pansporoblast development.

As I have already pointed out, the main course of gametogenesis in the present case is similar to that known in *Sphaeractinomyxon štolci*, although there are some more or less important differences between them. A similar relation exists between the present case and that of *Ceratomyxa drepanopsettae* (Awerinzew, 1908). According to Caullery and Mesnil's observations on the gametogenesis in *Sphaeractinomyxon štolci*, one half of the sixteen gametes are conspicuously larger than the other half and karyogamic fusion probably takes place in eight copulae. In *Ceratomyxa drepanopsettae*, two gametocytes of an equal size divide respectively into a small and a large gamete and a conjugation occurs between a large and a

small cell so as to produce two copulae. It is a noteworthy coincidence that two zygotes thus arise in a disporean form and eight zygotes or copulae in two octosporean forms. When considered simply from this point of homology which must have a profound significance, MERCIER's view of the origin of two spores from a single zygote, and KEYSSELITZ's view of the autogamic fusion of two isogamous gametes in each of the two sporoblasts, seem to me highly improbable. By the way, it will be noticed, that in KEYSSELITZ's illustrations (for instance, figs. 66—68) there may be seen several pairs of cells which appear to show conjugation, although he describes only two pairs as such. I am afraid there may have been some misinterpretation of his observations.

In recent times many excellent observations have been made concerning the very interesting problem of chromidia formation, which occurs in many Protozoa during the vegetative or reproductive stages of the life-history. A clear general idea of this subject can easily be got by referring to DOBELL's recent review and criticism of chromidia and binuclearity hypotheses (1909). What particularly concern us for the present are those recent observations on reduction chromatin, which have been made upon the Cnidosporidia, especially Myxosporidia and Actinomyxidia. Several observers have noticed, in these sporozoa, the presence of some small chromatin-like bodies of a known or unknown origin, within the pansporocyst at different phases of development. Thus, CAULLERY and MESNIL (1905) have detected in *Sphaeractinomyxon stolci* an actual case of expulsion of chromatin-granules from two dividing cells which will give rise later to one of the two sets of gametes. Except the authors' brief remark on the long persistence of these granules within the envelope, we find no more information about them. So we are far from knowing whether the four resulting cells again give off more chromatin granules, or whether another set of the gametes undergo a reduction-process likewise.

In his former paper (1907) on *Sphaeromyxa sabrazesi*, SCHRÖDER described and figured several dark-staining bodies dispersed around the two developing sporoblasts. He considered them as produced each from one of the four (out of six) nuclei belonging to one sporoblast.

In his recent paper (1910), however, he entirely discards his former view and now regards the chromatin bodies as derived from the four gamete-nuclei (= Amöboidkeim-Kerne). This new interpretation of his is no doubt an outcome of the influence of KEYSSE-

LITZ's work (1908) on *Myxobolus pfeifferi*. KEYSSELITZ has found four dark-staining bodies in the pansporoblast at the 12—14 cell stages, which are, according to him, produced from four gamete-nuclei through the second process of chromatin-reduction. Nevertheless, he has not ascertained the true origin of these bodies. The differentiation of two pansporocystic cells is accountable, according to him, for the first reduction-process — an incredible idea. In spite of dealing with the same species, *Myxobolus pfeifferi*, MERCIER (1909) has obtained results almost entirely different from those of KEYSSELITZ. MERCIER insists on an anisogamous conjugation, which marks the very beginning of pansporoblast development, and on a chromidia formation in the single zygote. This view which the author holds also for the case of a microsporidian form, *Thélohania giardi* (1909) is of an unusual nature and is outside the limits of the present discussion. Judging simply from his illustrations of this phenomenon and the earlier stages of pansporoblast development, I suspect he may have seen a series of some pathological changes. I think many readers of his paper might suppose that a certain direct relation exists between his chromidia in the zygote and the so-called dividing nuclei (chromidia-like) in the younger pansporoblasts. Moreover, there is another fact which has made me suspect this. The author describes another type of nuclear division prevailing throughout the whole development of the pansporoblast; a type which appears truly normal. Anyhow, further observations are much to be desired for the elucidation of these doubtful points.

Lastly, I want to compare AWERINZEW's observations (1908) with mine with regard to the formation of reduction chromatin. I have been greatly interested in finding a remarkable coincidence in our observations, notwithstanding that the organisms studied belong to the two different groups, Myxosporidia and Actinomyxidia. AWERINZEW has observed, in *Ceratomyxa drepanopsettae*, that two pairs of anisogamous gametes give off each a small chromatin-mass. After this chromatin-reduction a sexual conjugation takes place in each pair of the gametes. The four dark-staining chromatin-bodies (smaller in two and larger in the other) persist as in my case, for a considerable time. This significant phenomenon should not be, in my opinion, confined only to the two cases compared above, but may be found, perhaps, in many other cases where the origin of reduction chromatin has been insufficiently investigated.

III. The Development of Spores.

Fig. 21 represents a pansporoplast in which four zygotes (sporoblasts) are undergoing the first nuclear division; in only one of them a trace of the spindle-figure is retained, while in the other three the division is finished and the daughter nuclei are in process of reconstruction. After the completion of division, each daughter-cell of a zygote (sporoblast) divides again until eight cells are produced finally to form a spore. In fig. 22 only one sporoblast is sketched, which consists of three cells, the two smaller ones being produced by the second division. Fig. 23 represents three sporoblasts, each of which consists of four cells grouped rather loosely. It must be mentioned here, that with the advance of cell-division, cell-boundaries become more and more indistinct and, as eight cell-complexes are packed together in a narrow cyst, even the enumeration of nuclei is often only made with difficulty in a sporoblastic mass. In such cases observation was greatly facilitated by resorting to those cysts which were spread flat by smearing. Fig. 24 represents one cyst in such a condition, showing all eight sporoblasts, which consist of 4—6 cells. Two of them (*a*) contain respectively four equal-sized nuclei and correspond with the stage represented in fig. 23. Five sporoblasts (*b*) are in the 5-nucleate stage, containing two smaller and three larger nuclei. The former are no doubt formed by a division of one of the four large nuclei at the stage *a*. The remaining one sporoblast (*c*) in the same figure is in the 6-nucleate stage, four smaller and two larger nuclei being present. It is obvious that two of the four smaller nuclei existing at this stage have newly arisen by an equal division of one of the three larger nuclei of the preceding stage (*b*). Up to this stage of development the expelled chromatin bodies persist in most cases in the whole number (16). But they begin henceforth, rather abruptly, to perish, so that in the following stages they are found fewer and fewer till they totally disappear when the sporoblasts acquire the general aspects of spores (*b* of fig. 25). Two succeeding advanced stages of spore formation are represented in fig. 25 (*a* and *b*), where the sporoblast nuclei have become multiplied to seven (*a*) and eight (*b*). In the stage *a*, we see four vermiform or biscuit-shaped nuclei, two dark spherical nuclei, and one large vesicular nucleus, all disposed in a more or less definite manner. It will readily be understood that the four vermiform or biscuit-shaped nuclei, which are in process of metamorphosis, are derived from those four smaller nuclei of the

stage *c* represented in fig. 24. They correspond to the future sporcyst nuclei, i. e., three epispore nuclei and one endospore nucleus. The two small dark nuclei have been produced by an equal division of one of the two largest nuclei of the stage *c* represented in fig. 24. They are destined to be two of the three polar capsule cell nuclei. The large vesicular nucleus corresponds to one, as yet undivided, nucleus of those two larger of the stage *c* in fig. 24. Now it soon divides into two, one being the third nucleus of the polar capsule cells and the other the germ-nucleus of the future sporoplasm. Fig. 25, *b* represents a sporoblast which has reached the 8-nucleate stage. All four sporal nulei (*ep. n.* and *end. n.*) are seen there already metamorphosed into the characteristic vermiform shape and almost situated in their definitive positions. The germ-nucleus (*g. n.*) occupies a central position in the sporoblast which has nearly acquired the characteristic tetrahedral shape of the full-grown spores represented in figs. 26—28. The three nuclei of the future polar capsule-cells are also in their definitive position, i. e. they are grouped together near the apex of the tetrahedron. They show now a certain structure which is nearly the same as that seen in a full-grown spore (see fig. 28). As to the nucleus-lineage in a sporoblast, described above, the diagram (see the stages XII—XVI) on page 261 may conveniently be referred to for making the relations clearer. Although I could ascertain all essential developmental changes in the nuclei of sporoblasts, I have not been enabled to make out any differentiative changes which should take place in the cytoplasmic part of a sporoblast so as to give rise to the definitive structures of a spore. This is surely due to the very minute size of the developing sporoblasts. I have thus wholly failed to follow the developmental history of the polar capsules, which has been recorded by many observers in other cnidosporidian forms.

Until the plasmic or cellular differentiations become visible, the number of the sporoblast-nuclei remains the same, namely, eight. This fact signifies that the single germ-nucleus never divides until the process of spore-formation is completed. It may be, therefore, said that spores with uninucleated sporoplasm indicate the finish of the sporoblast development, and that the division of the germ-nucleus marks the beginning of another period in the life-history of spores. Caullery and Mesnil have interpreted in a way similar to the above the multinucleate condition and the differentiation into numerous sporozoites, of the sporoplasm within a spore — two conditions which are known in all hitherto described actinomyxidian forms.

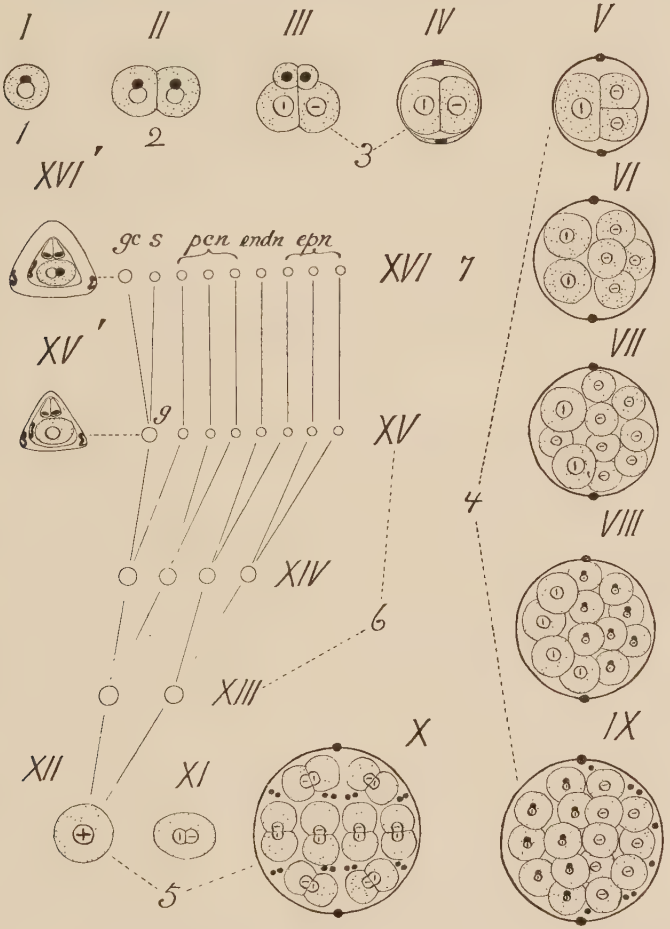
I have described, in this as well as the two preceding sections, the main part of my observations on the life-hisory of the new organism. As I have already remarked elsewhere, I cannot say that my present observations cover the whole life-history, because they do not include any asexual reproduction, if it exist in the present case. Here I will once more repeat that the new organism may go through its complete life-history without the aid of an asexual cycle. I must also insist that the new organism may propagate itself by an autoinfection. Its very rare occurrence and the very heavy infection when it occurs,[1]) may suggest some data for deciding this problem of autoinfection. I am not in a position at present to answer the question how the parasites pass into different individuals of *Petalostoma*. I simply suppose that the sporoplasms or, more probably, the spores get to the exterior through the brown tubes or by the death of the host and get swallowed by another host and then the sporoplasms pass through the gut walls to reach the coelom. It may be added here that I have met with many individuals of *Petalostoma* swallowing several kinds of cysts or spores of other sporozoa which live in the coelom.

It will be useful here to summarize the chief points in the life-history. This may conveniently be classified into seven periods: (1) The free stage of sporoplasm, (2) the association of two sporoplasms, (3) the first differentiation of the pansporoblasts, (4) the gametogeny, (5) the conjugation of gametes, (6) the sporogony, and (7) the dehiscence of pansporocyst or spores. In order to make these relations clear I have annexed a diagram which represents the principal stages (I—XVI) of these seven periods of the life-cycle. Any more particular explanation will not be needed, than that the black depicted nuclei mean the somatic and the reduced chromatin-masses and the stages XIII—XVI deal with the genesis of sporoblast-nuclei. The aforesaid seven periods may be apportioned to the sixteen stages of the diagram in the following way: (1) = I, (2) = II, (3) = III and IV, (4) = V—IX, (5) = X—XII, (6) = XII—XV', (7) = XVI—XVI'.

On looking through the life-cycle, our special attention will be attracted by an interesting relation which exists between the reproduction and the growth of pansporoblasts. Beginning with the stage IV, the whole body of a pansporoblast tends to grow gra-

[1]) According to Caullery and Mesnil, Štolc (1900), the first discoverer of Actinomyxidian Sporozoa, ascertained a similar fact in the 3 species of Actinomyxidia inhabiting the guts of some tubificid worms.

dually up to the stage IX where the sixteen gametes are completely formed and just ready for conjugation. A similar sort of growth is, as was stated long before, noticed in the stages I—III, that is the free stage of the sporoplasm till the first differentiation of the pansporocyst. Notwithstanding the more rapid expansion of the pansporocyst, the derivative cells (or their nuclei) of a zygote tend to become smaller and smaller after each cell (or nuclear)



division. A conclusion which may be drawn from these facts, is that the growth of a pansporoblast solely aims at the formation of gametes, and bears no direct relation to the phenomenon of sporogony. That is to say, growth and gamete-formation go hand in hand: growth and sporulation do not.

Finally I should like to compare the results of my observations on the sporogony with those of some previous observers.

Caullery and Mesnil ('05) have not exactly ascertained the occurrence of a karyogamy in the eight copulae in *Sphaeractinomyxon stolci*. The nucleus (or nuclei?) of a zygote is said to divide repeatedly till seven or eight nuclei are produced in a sporoblast mass. Six (or seven?) of the above nuclei are destined to become the nuclei of three spore-wall cells and three polar capsule-cells; the remaining one nucleus, which is considerably larger than the others, becomes detached with a certain amount of cytoplasm from the original sporoblast. This uninucleate cell is, according to the authors the rudiment of the future sporoplasm or "tissu germinal". It then grows into a multinucleate and lenticular mass. Later each of the eight independently developed spores takes in, through a very tiny pore situated at its apex, one of the eight masses of germinal tissue. The latter after penetration differentiates itself into innumerable sporozoites. This view, referred to here briefly, appears to have been adopted, in its main points, by Léger who has studied two species of *Triactinomyxon*.

When we compare the above case with mine, we feel ourselves at a loss to find any analogy between them. I will not go on into any further discussion about this matter here.

Owing to the deficiency of their observations on the earliest stages of development, Caullery and Mesnil have not determined whether the conjugation is an autogamy or not.

Notwithstanding the authors' plain expression in their account of this matter, Hartmann ('09) seems to have misunderstood their words, as he refers to their work in the following way: — „Nach der Darstellung von Caullery und Mesnil (1905) findet sich bei *Sphaeractinomyxon stolci* eine unzweifelhafte Paedogamie —" (p. 25, Autogamie bei Protisten). It appears highly improbable — after my own observations on *Tetractinomyxon* — that an autogamy occurs in *Sphaeractinomyxon*.

In *Ceratomyxa drepanopsettae*, according to Awerinzew ('08), the zygote first divides into two cells of two different sizes. The smaller cell soon divides into two, one of which grows rapidly and later becomes binucleate and the other again divides into two cells. The former corresponds to the amoeboid germ, the latter to the two polar capsule-cells. The larger cell is destined to differentiate itself into the uni- or binucleate spore-envelope. The two germ-nuclei never fuse together. Thus the genesis of the sporoblastic cells or nuclei

which is given by Awerinzew, is fundamentally of the same nature as that made out by me in the present study. In both cases, the first division of a zygote marks its first differentiation into the spore-envelope and the spore-contents. In *Ceratomyxa* the mother cell of the latter directly divides into the germinal and the somatic parts, while in the present species this first division does not bring about the complete differentiation all at once, since one of the divided nuclei has once more to divide to be differentiated into the two parts (see the stages XII—XV of the diagram). But this slight difference is simply due to the numerical difference of polar capsules in the two species.

In spite of such a remarkable coincidence in our observations on the sporogony as well as on the gametogony, Awerinzew believes in his case in an autogamic conjugation which is certainly not the case with mine. As I have already noted in section II, Awerinzew seems to have overlooked the earliest stages of pansporoblast formation. And this deficiency of observation has, to my mind, led the author to his alternative presumption. There is probably, I think, no autogamy in *Ceratomyxa*.

Keysselitz's interpretation ('08) of an autogamy in *Myxobolus pfeifferi* may have originated through his illogical interpretation of an *individual*. Two pairs of gametes have arisen in one individual pansporoblast and their fusion is, therefore, an autogamy. It conveys nothing but an absurdity, when the author insists, as he does, on the association of two secondary propagation-cells.

In his first paper on *Sphaeromyxa sabrazesi*, Schröder ('07) has propounded his view concerning the fusion of the two germ-nuclei which he observed. He does not regard the fusion as autogamic, and is inclined to believe that the true conjugation may take place between two young myxosporidia before entering into pansporoblast formation. In his second paper ('10), he does not refer to this, and pronounces in favour of autogamy.

As to Keysselitz's and Schröder's ('10) observations on sporogony, I do not intend to give any criticism or any comparison of them with mine. Because there is a fundamental difference in our starting points with respect to gametogenesis and conjugation.

According to Mercier's ('09) plan of the genesis of the sporoblastic nuclei in *Myxobolus pfeifferi*, the first division of a zygote-nucleus gives rise to the two mother-nuclei of the two future sporoblasts. Each of these nuclei divides into two, one of which later gives rise to one "Restkern" and two germ-nuclei, while the other

divides twice into four which become two spore-nuclei and two capsule-cell-nuclei. It is to be understood that this "Restkern" corresponds to one of the two pansporocyst-nuclei in Actinomyxidia.

According to this view the germ-nuclei and the spore-nuclei belong to two different lineages, a view strongly contrasted with that of AWERINZEW and with mine. Besides, the "Restkern" and the germ-nuclei belong to one and the same lineage. It must, however, be mentioned that MERCIER'S scheme cannot be regarded as a very legitimate one. I cannot help wondering how he could trace the genetic relations between those chromidia-like nuclei in the pansporoblasts which are shown in his figures 22—28. He has not given us any particular explanation of his diagram nor any comparison of it with the actual stages illustrated in his plate.

As will be seen from the foregoing comparison and criticism, the so-called autogamic conjugation in Cnidosporidia is very much open to doubt. It has in no case been verified, and what has been said about it is mostly mere assumption or misinterpretation due to inadequate observation.

In conclusion, I should like to add a brief note dealing with some of my own doubts respecting the systematic position of Cnidosporidia. While I was engaged upon the present study, it frequently occurred to my mind that morphologically *Tetractinomyxon intermedium* can hardly be ranked among the Protozoa. After the present work was finished, this suspicion has become more and more intensified. The opinion seems to prevail that the Cnidosporidian organisms, are, in their principal mode of life, of a protozoan nature. An association of two individuals, a gametogonic development of the latter, a conjugation between gametes, and a sporulation in zygotes are also found apparently common to both this group and other Sporozoa. But these resemblances cannot be regarded as very important data for determining the protozoan and sporozoan affinities of Cnidosporidia. Because, most of the processes mentioned above are, considered in a broad sense, not confined to the Protozoa only, but are widely prevalent in the Metazoa too. If we consider these phenomena separately and comparatively, we shall, I think, discover that there are some more or less remarkable differences between the two. This is particularly the case with the sporogony and the gametogony, since the origin of gametocytes, the process of spore-formation, and the stucture of spores are of a fundamentally diffe-

rent biological significance in the two cases. In Cnidosporidia, the gametocytes come into existence through a histological differentiation of two associating or associated individual organisms into a somatic and a germinal part; the spore-walls consist of cells which descend together with the sporoplasm and the polar capsule-cells from a single zygote. In other Sporozoa, on the contrary, two associating organisms become two different gametocytes directly and without undergoing any previous differentiation or division into a somatic and a germinal part; and moreover, the sporocyst is a non-cellular secretion. These two important differences become more conspicuous when the Cnidosporidia and the Protozoa exclusive of Sporozoa are compared.

There is another important characteristic of Cnidosporidia, which would probably hint at a strong barrier separating them not only from the other Sporozoa but also from all Protozoa. It is that in the whole life-cycle of Cnidosporidia there exist few stages which can be called "unicellular". The organisms always appear in a multicellular or multi-nucleate condition which is, in my opinion, accompanied by a histological differentiation of component cells or nuclei into soma and germ. In all the well investigated Cnidosporidia even the sporoplasm is multinucleate or multi-cellular. As we have already seen, in *Tetractinomyxon intermedium* the full-grown sporoplasm is binucleate, a condition which should be regarded as a precocious differentiation of soma and germ. Owing to incomplete observations on the fate of the sporoplasm after liberation, in other Cnidosporidia, I am at present far from being able to decide whether or not a similar bodily differentiation exists in general in the intrasporal and free sporoplasms. Still, I believe this sort of histological differentiation would be found to prevail in all Cnidosporidia if they were subjected to more careful investigation. The probability of this assumption seems partly, though indirectly, strengthened in many cases by the fact that there are present two different kinds of nucleus in the plasmodia and sporoplasms of different species; for instance, the plasmodia of *Sphaeromyxa sabrazesi* (Schröder, '07), *Myxidium bergense* (Auerbach, '10), *Plistophora periplanetae* (Perrin, '06), and the sporoplasms of *Ceratomyxa drepanopsettae* (Awerinzew, '08), *Myxobolus pfeifferi* (Mercier, '09), *Thelohania giardi* (Mercier, '09), etc.

On the other hand, the Cnidosporidia seem to show most intimate relations with some members of the rather vague group of Mesozoa, i. e., the Dicyemidae and the Orthonectidae.[1]) Quite a similar view

[1]) For the most important recent literature see Neresheimer (1908).

was some years ago propounded by Štolc ('00) with regard to the relations between the Actinomyxidia and the Mesozoa. Since Mrázek's criticism ('00) of Štolc's work, Štolc's original view has been completely abandoned by later authors, who believe in the sporozoan nature of the Actinomyxidia.

Nevertheless quite recently Awerinzew ('10) has expressed doubts about the true protozoan nature of Cnidosporidia. He remarks: — "In den Myxo-Microsporidia und Actinomyxidia sehe ich eine besondere Gruppe von Formen, die sich, ihrer Entwicklung nach, bereits weit von den echten Protozoa entfernt haben. Meine Untersuchungen über die Sporenbildung bei den Myxosporidien weist darauf hin, daß bei ihnen dieser Prozeß ungemein an die Entstehung der sekundären nematogenen Individuen in gewöhnlichen primären Agamonten der Dicyemiden (Hartmann) erinnert. Wenn die Befunde vorläufig auch nicht im Sinne einer direkten verwandtschaftlichen Beziehung zwischen den Neosporidien und den Dicyemiden erklärt werden kann, ist es nichtsdestoweniger klar, daß genannte Klasse der Protozoa beträchlich von dem gewöhnlichen Entwicklungstypus dieser abweicht."

For my own part, I think we have many reasons for ranking the whole group of Cnidosporidia among the Mesozoa or an allied group. The organisms of both groups are multicellular, the component cells being partly or completely differentiated into two groups, soma and germ. The outer cells and the axial cells of Orthonectidae and Dicyemidae are probably comparable respectively with the pansporocyst and the sexual cells of a pansporoblast in Actinomyxidia. In Orthonectidae we have a plasmodium stage which is comparable with the plasmodium of some Cnidosporidia. In the former case it gives rise asexually to both male and female Orthonectids, while in the latter to pansproblasts producing two sorts of gametes. A striking similarity is also shown by the general structure and the fate of the ciliated larvae of Orthonectids on the one hand and the spores of Cnidosporidia on the other. Both structures are composed of external somatic cells and internal germ cell or cells, while the latter are able to develop again into a plasmodium. The chief points of difference are simply in the number of the somatic cells and the presence or absence of cilia, and polar capsules. The first two points cannot claim much importance since the number of the cells is largely dependent upon the degree of development of a special part, and the absence or presence of a ciliary coat should to a large extent depend upon different conditions of life. As to

the second point, an interesting suggestion can be obtained from the morphology of the so-called male of Dicyemidae, which is said to arise through the conjugation of two gametes and is, therefore, analogous to the ciliated larva of Orthonectids. Excepting the presence of a ciliary coat and a large number of the outer cells, this organism bears a conspicuous morphological resemblance to a cnidosporidian spore. The most remarkable point of resemblance is that this so-called male of Dicyemids has two curious capsule-like bodies, each formed in a distinct cell, the true nature of which has not yet been cleared up. Simply judged from their external aspects and position, it does not seem very improbable that these refringent bodies may be analogous in nature to the polar capsules of a Cnidosporidian spore.

According to many observers, this spore-like male organism is the only thing of the various generations of Dicyemid parasites, that can survive outside the body of the Cephalopods. Thus it would not be very unreasonable to imagine, as Caullery and Mesnil did, that this organism might be a spore-like individual causing infection from one cuttlefish to another. Moreover, the view of Hartmann that the organism under consideration is a male, cannot be regarded as proved. Dobell (unpublished observations) has been unable to observe spermatozoa in these "males" — either in the fresh state or in the fixed and stained condition. What look like moving spermatozoa in the fresh state, are merely the vibrating cilia lying on the body-surface. Further profound investigation of the question is highly desirable. I hope soon to be able to discuss the whole matter in detail, and will therefore say nothing more about it for the present.

Postscript.

Since the manuscript of the present paper was sent to press, I have been able to examine more fresh *Petalostoma* (over one hundred) from Plymouth, and to come across two worms heavily infected with actinomyxidian parasites. As one of the two hosts had been already dissected in a drop of sea-water before I recognised the infection under the microscope, most of the organisms (numbering thousands and floating freely in the fluid) were wasted without being fixed on the glass. But another worm was luckily opened directly on a slide, thus enabling the whole coelomic fluid, filled with

myriads of the parasites, to be spread out with the least possible damage to them. This preparation which wes stained with GRENACHER'S borax-carmine and DELAFIELD'S haematoxylin (acidified), has been found to be the best I have ever obtained. I will first give here some of my further observations on the parasites mounted in the second preparation just mentioned above. I readily ascertained that the organisms under consideration were of the species *Tetractinomyxon intermedium*. Owing to the good preservation and the abundance of almost every stage of the life-cycle in this new preparation, I have been enabled not only to confirm my former observations, but also to find out some further stages which escaped my attention in my former studies. The chief point of interest is that I obtained the intermediate stages between the earlier stage of association of two sporoplasms (given in fig. 2) and the later stage of association (given in fig. 3) in which the pansporocyst-cells are already formed; intermediate stages which I sought in vain in my old preparations. I can record here at least three different successive stages. One represents a stage in which both the attached sporoplasms have acquired an elongate, or rather pear-shaped, appearance, the long axis being parallel to the plane of contact of the two sporoplasms. The two sporoplasm-nuclei still remain in the closely attached condition and are found always near the broader end. The space which lies between the nuclei and the narrower end, is occupied by a mass of cytoplasm which is a little more deeply stained.

In a subsequent series of stages, cell-division has already set in. One of the sporoplasms has divided into two unequal-sized cells, each of which contains one nucleus. At this stage the other partner has hardly changed its shape; that is, is still pear-shaped.

Lastly I have found several stages in which cell-division has advanced further. Here one of the sporoplasms has completely finished its first division so as to give rise to one pansporocyst cell and one gametocyte, while the other is just in process of division.

Further explanation of the significance of these successive stages will not be needed.

Though the other new preparations are not very good, yet they have been found sufficient for the identification of the parasites. When I first examined them in the fresh state, I felt specially interested because the spores had, as far as I could see, four refringent bodies; and some of the larger pan-sporocysts had more than two nucleus-like bodies. Closer observations on the mounted preparations have disclosed not only the real significance of these appearances,

but also several other important facts not revealed in the fresh state. These are sufficient, I believe, to justify the creation of a new species for the parasites. First of all, the spores are likewise provided with two sporal envelopes. The spore-proper, with the endospore, is spherical. It is very slightly larger than those of *Tetractinomyxon intermedium*, being about 7.5 μ in diameter. A peculiarity of this new form is that the endospore of the full-grown spore is devoid of a nucleus; the latter seems to degenerate in situ, since I have found some spores in which the endospore contains two very tiny and deeply stained chromatin-granules in the place of a single nucleus. Another peculiarity of the spores is that the epispore gets rid of its three nuclei before it becomes ruptured within the distended pansporocyst. These detached nuclei are mostly of an oval shape, and are much smaller than those of the spores of *Tetractinomyxon intermedium*. They are often found adhering to the inner surface of the pansporocyst, so as to give the latter a multinucleate appearance.

Probably owing to the larger size of the spore as a whole, the three polar capsules may be seen more distinctly than in *T. intermedium* and in each of them a highly refringent rod-like axis is clearly visible. I have found many of the liberated spores which have, besides the three polar capsules, one much smaller and less refringent granule the outline of which is very indistinct. It is in most cases situated slightly lower than the three capsules and lies in a very narrow space which separates the lower parts of two contiguous capsules. Though I have not been able to make out the exact position of this body, still it seems to me probable that it lies within the endospore. Whatever may be the true nature of this questionable body, my observations on the stained preparations have made it certain that one of the four refringent bodies of the spores seen in the fresh state is different in nature from a polar capsule. Lastly, the sporoplasm in its free or intrasporal condition is distinctly binucleate, one of the two nuclei being, just in the same way as in *T. intermedium*, much smaller than the other.

As to the pansporoblast and the spore formation of the present form, I cannot say much, since my two preparations contained only a small proportion of the parasites originally present in the coelom. Still I may add a few remarks respecting the pansporoblast formation. The association between two free binucleate sporoplasms, the earlier stages of pansporoblasts, and the gametogony are essentially the same as in *T. intermedium*. The only points of difference

are that in the new form the nuclei of all constituent cells have, as was pointed out by Awerinzew in *Ceratomyxa drepanopsettae*, a comparatively large karyosome enclosed within a clear space and occupying a peripheral position; and that the conjugation and the development of zygotes do not take place in a regular sequence. A pansporocyst can therefore contain at a given moment varying numbers of gametes before conjugation and also developing sporoblasts: in one cyst, for instance, I counted ten free gametes (after the chromatin reduction) and three young sporoblasts.

What has been said above, will suffice for the diagnosis of the new species, for which I propose the name

Tetractinomyxon irregulare n. sp. The specific characters may be summarised as follows:

Epispore tetrahedral in shape, endospore spherical; episporal and endosporal nuclei disappear during growth of spore; the nuclei of all constituent cells of the organism have a large peripheral karyosome; conjugation and sporoblast development in a pansporocyst may occur synchronously.

References.

1910 Auerbach, W.: Die Cnidosporidien. Leipzig 1910.

1908 Awerinzew, S.: Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae mihi. Arch. f. Protisenk. Bd. 14 1908.

1910 —: Über die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. 30 1910.

1905 Caullery, M. and Mesnil, F.: Recherches sur les Actinomyxidies. I. Sphaeractinomyxon štolci Caullery et Mesnil. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 1905.

1909 Dobell, C. C.: Chromidia and the Binuclearity Hypotheses: A Review and a Criticism. Quart. Journ. Micr. Sci. 1909.

1909 Hartmann, M.: Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 1909.

1908 Keysselitz, G.: Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. Arch. f. Protistenk. Bd. 11 1908.

1909 Mercier, L.: Contribution à l'Étude de la Sexualité chez les Myxosporidies et chez les Microsporidies. Mémoires publ. par la Classe de Sc. d. l'Acad. roy. de Belg., 2me Ser., Coll. in 8°, tome II 1909.

1900 Mrázek, A.: Referat on Štolc's work on "Actinomyxidia, eine neue Gruppe der Mesozoa, den Myxosporidien verwandt" (1899). Zool. Centralbl. Bd. 7 1900.

1908 Neresheimer, E.: Die Mesozoen. Zool. Centralbl. Bd. 15 1908.

1906 Perrin, W. S.: Observations on the Structure and Life-History of Pleistophora periplanetae Lutz and Splendore. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 49 1906.

1907 Schröder, O.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Sphaeromyxa sabrazesi (Laveran et Mesnil). Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.
1910 —: Über die Anlage der Sporocyste (Pansporoblast) bei Sphaeromyxa sabrazesi Laveran et Mesnil. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910.
1900 Štolc, A.: See Mrázek (1900).

Explanation of Plate 10.

Owing to the small size of the organisms investigated and, consequently, to the difficulties of making illustrations clear, unusually large magnifications were used for sketches; two combinations of lenses, comp. oc. 8 and 18 and apochrom. imm. obj. 2 mm (Leitz) were used for making the figures; the tube of a large Zeiss's stand drawn out to the length of 160 mm; no nose-piece used; all sketches made by means of a Zeiss's Zeichen-Apparat and on a drawing board which is approximately at the same height as the stage of microscope.

Comp. oc. 8 and apochrom. imm. obj. 2 mm for figs. 1—14, 18, 20, 21, 26, 27, and 29.

Comp. oc. 18 and apochrom. imm. obj. 2 mm for figs. 15—17, 19, 22—25, and 28.

Fig. 1. A free sporoplasm.

Fig. 2. Two sporoplasms in association.

Fig. 3. Two pansporocyst cells are already formed. (The whole structure is the rudiment of a pansporoblast.)

Fig. 4. Two pansporocyst cells have just begun their peculiar shifting movement, the two sets of cells crossing each other like the letter X.

Fig. 5. Further advanced stage; one of the pansporocyst cells is seen widely separated from its fellow, lying in the figure beneath the two gametocytes.

Fig. 6. One of the youngest pansporoblasts in which the two pansporocyst cells are transformed into a cyst completely enclosing two gametocytes.

Fig. 7. 3-cell stage in a pansporoblast; one (α) of the original gametocytes is divided into two cells (α_1 and α_2).

Fig. 8. 4-cell stage in a pansporoblast; the α_1-cell is again divided into α_{11} and α_{12}.

Fig. 9. α_2-cell in division, so as to give rise to a 5-cell stage of pansporoblast.

Fig. 10. 5 to 6-cell stage; the four smaller cells are α_{11}, α_{12}, α_{21}, and α_{22}, while the β-cell is just in process of its first division.

Fig. 11. 6-cell stage, in which the β-cell is already divided into β_1 and β_2

Fig. 12. Surface-view of a 10-cell stage of pansporoblast; the two larger cells are β_1 and β_2, all the rest (only five of them being seen in the figure) are the α-derivatives.

Figs. 13 and 14. Pansporoblasts at the 10-cell stage, showing the peculiar amoeboid shape of the nuclei belonging to the eight α-derivatives. (Fig. 13 is a surface view, showing only 6 of the 10 cells.)

Fig. 15. Pansporoblast at the 12-cell stage, in which there are present four β-derivatives with a large spherical nucleus, that is, β_{11}, β_{12}, β_{21}, and β_{22}, and all of the eight α-derivatives (only 6 shown) are synchronously undergoing the process of chromatin-reduction.

Fig. 16. Pansporoblast at the 12 to 16-cell stage, the four β-derivatives again in division; the chromatin reduction is finished in the eight α gametes, the nucleus of each of the latter being in process of reconstruction or rearrangement; two masses of the reduced chromatin are seen in the figure expelled out of the cells lying somewhere beneath the cell-mass.

Fig. 17. Surface-view of a pansporoblast at the 16-cell stage, only four gametes being fully sketched; those two cells which have spherical nuclei are two of the eight α gametes after the chromatin-expulsion, while the other two are two of the eight β gametes which are undergoing chromatin reduction.

Fig. 18. One of the earlier stages of conjugation between the gametes.

Fig. 19. Similar stage. Two copulae (in plasmogamy) are fully sketched.

Fig. 20. Pansporocyst containing the eight zygotes after karyogamy.

Fig. 21. Different stages of the first division of the eight zygotes (sporoblasts) only four of them being fully sketched in the figure.

Fig. 22. Surface-view of a later stage; it shows in detail only one sporoblast which lies uppermost and consists of three cells.

Fig. 23. Represents three 4-cell sporoblasts out of the eight present in the pansporocyst.

Fig. 24. Whole but artificially compressed pansporocyst containing the eight sporoblasts at different stages of development; those two lettered (*a*) are the youngest and practically of the same age as those shown in the preceding figure; five of them (*b*) are at the 5-nucleate stage, while the remaining one (*c*) is at the 6-nucleate stage.

Fig. 25. Two different stages in spore-formation; *a* is younger and contains seven nuclei, of which the largest spherical nucleus is the mother germ-nucleus before its differentiation into the germ-nucleus and one of the polar capsule-nuclei; four ring-shaped nuclei (*sp. n.*) are the three epispore-nuclei and the one endospore-nucleus; the remaining two smaller spherical nuclei (*p. c. n.*) are two of the three future polar capsule-nuclei: *b* is older, corresponding with the stage XV′ of the diagram; three epispore-nuclei (*ep. n.*), one endospore-nucleus (*end. n.*), three polar capsule-nuclei (*p. c. n.*), one germ-nucleus (*g.*).

Fig. 26. Pansporocyst with 8 full grown spores (*sp.*); *p. cy.*, pansporocyst; *p. n.*, pansporocyst-nuclei; *ep. sp.*, epispore.

Fig. 27. Spore viewed from one side; *p. c.*, polar capsules; *s. pl.* sporoplasm; all the other letters are the same as in the preceding figures.

Fig. 28. Highly magnified figure of a fully formed spore, seen from the top; the epispore (*ep. sp.*) is conspicuously distended; *g. c.*, gametocyte-nucleus; *s.*, somatic nucleus of the sporoplasm (*s. pl.*).

Fig. 29. Cyst containing the eight fully formed spores, the epispores (*ep. sp.*) of which are rupturing.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Von einer Reise nach der Südsee und Sumatra.
Dr. Leber und S. v. Prowazek.)

Entamoeba.

Von
S. v. Prowazek (Hamburg).

(Hierzu 6 Textfiguren.)

Während eines Aufenthaltes auf Saipan (Mariannen) bot sich mir gelegentlich der Ankylostomiasisbekämpfung wiederholt die Gelegenheit, den Stuhl der Kranken auch auf die protozoischen Parasiten hin zu untersuchen und ich konnte sowohl *Entamoeba histolytica*, die in Saipan im allgemeinen keine sehr schweren Krankheitserscheinungen hervorruft, als *Entamoeba coli* mit 8 kernigen Cysten, sowie *Entamoeba williamsi* (nov. spec.) mit oft 14—15 kernigen Cysten nachweisen. Enteritiserscheinungen werden, abgesehen von der *Entamoeba histolytica*, in Saipan durch Ascariden sowie durch *Balantidium coli* erzeugt; im letzteren Falle sind sie mit Erfolg durch tägliche Darreichungen von Natrium bicarbonicum und $^1/_2$ Stunde danach 0,5 Chinin bekämpft worden. *Balantidium coli* ist sowohl im freibeweglichen Zustande als auch in Cystenform sowohl beim Menschen als beim Schwein beobachtet worden. Bei der Balantidiosis war das reichhaltige Auftreten von polynucleären Leucocyten auffallend. Von Flagellaten kamen in den Präparaten *Trichomonas intestinalis* samt Cysten, sowie der neue Flagellat *Fanapepea intestinalis* vor. Letztere Form scheint mit der von Wenyon 1910 beschriebenen *Macrostoma mesnili* identisch zu sein (Parasitology Vol. III 1910 p. 210 Taf. XVI.)

In den Fäces der Schweine sind wiederholt kleine, etwa 10—12 μ große Amöben beobachtet worden, die meistens abgerundet waren und sich nur träge vorwärtsbewegten — im Entoplasma ruhten in der Mehrzahl der Fälle Coccen und Sarcinen, die als Nahrung aufgenommen worden sind. Einmal wurde im Stuhl eines Kindes genau dieselbe *Amoeha* beobachtet. Da ich diese Form mit keiner der bis jetzt beschriebenen Entamöben identifizieren kann, nenne ich sie zu Ehren von Stabsarzt Poleck (Samoa) *Entamoeba polecki* (nov. spec.). Der Kern dieser Amöbe ist rund, bläschenförmig und besitzt eine deutliche Kernmembran. An dem Caryosom spielen sich die aus der Amöbencytologie hinlänglich bekannten, cyclischen Vorgänge ab (Fig. 1—3). Entweder ist ein meist exzentrisch gelegenes Caryosom vorhanden, das ein Chromatinring umschließt (Fig. 1) oder es löst sich jenes bis auf ein kleines Centriol auf (Fig. 2) und der Kernhohlraum ist gleichmäßig vom Chromatin erfüllt. Die in Fig. 3 abgebildete kleinere Form würde ein Zwischenstadium darstellen.

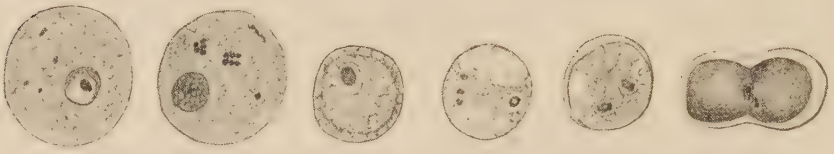


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

Teilungszustände sind nicht beobachtet worden. Einmal fand ich in älteren Fäces kleine, etwa 5 μ große Amöben (Fig. 4), deren Protoplasma grob alveolar war und die einen kleinen Kern besaßen — offenbar gingen sie aus einer Schizogonie hervor. Diese Formen copulierten miteinander, wobei sie sich mit einer Cystenmembran umgaben (Fig. 5). In Fig. 6 ist ein pathologisches Copulationsprodukt abgebildet.

Sumatra, Juli 1911.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Riproduzione e morfologia di *Dinenympha gracilis* Leidy flagellato ospite dell'intestino dei Termitidi.

Per

Salvatore Comes,

Libero Docente di Zoologia e di Anatomia Comparata nella R^a^ Università di Catania (Sicilia).

(Con la tavola 11 e 6 figure nel testo.)

Da qualche anno mi occupo della biologia e della morfologia dei Flagellati ospiti dell' intestino dei Termitidi, precisamente del *Termes lucifugus*. Già, in un lavoro, fatto in collaborazione col Prof. Luigi Buscalioni, il geniale biologo che dirige l' Orto botanico di questa Università, abbiamo sufficientemente dimostrato l'esistenza di una vera simbiosi mutualistica fra le Termiti ospitatrici e i Flagellati ospiti. Le Termiti divorano il legno secco degli utensili e lo forniscono come nutrimento ai Flagellati viventi nel loro intestino; questi ultimi poi, nell'interno del loro corpo, elaborano per mezzo di speciali enzimi una quantitá di prodotti diversi principalmente sotto forma di idrati di carbonio (zuccheri e glicogene) assimilabili e ulteriormente trasformabili dal tubo digerente dell' individuo ospitatore. In altre due Note studiavo, da solo, la morfologia di questo interessante grùppo di Flagellati già illustrato, in precedenza, dalle accurate ricerche del Prof. Grassi. Nella prima di queste note descrivevo la prima specie d'un nuovo genere di Flagellati, la *Lophophora vacuolata* Comes, albergante pur essa nell'ampolla cecale di *T. lucifugus*, nella seconda davo una notizia sommaria del dimorfismo sessuale da me riscontrato in Dinenympha gracilis Leidy, altro

flagellato ospite di *T. lucifugus*, intrattenendomi in modo speciale su alcune considerazioni citologiche intese ad illustrare vieppiú la somiglianza morfologica dei Flagellati in genere cogli spermî del tipo filiforme. Ma il Prof. G. B. GRASSI, prendendo occasione della pubblicazione delle mie Note, è tornato anche lui sullo stesso argomento in una recentissima Memoria, nella quale, mentre si mostra scettico sulla dimostrazione esauriente della simbiosi tra i Flagellati e le Termiti, ch'egli non vorrebbe nè accettare né negare, opina che tanto la specie nuova da me creata, come pure il dimorfismo sessuale da me riscontrato in Dinenympha, siano diverse e graduali fasi di sviluppo di quest' ultima specie. L'apprezzamento del GRASSI é in gran parte giustificato dal fatto che né di *Lophophora vacuolata*, né di *Dinenympha gracilis* io descrivero le fasi riproduttive, per quanto, riguardo a quest' ultima specie, io scrivessi, nella Nota relativa: „Una delle prove più convincenti di tale dimorfismo è data dal fatto che le forme dimorfe, di cui tosto parlerò, s'incontrano in diversi stadî di coniugazione, la quale insieme con il più comune fenomeno di scissione, costituisce uno dei modi di riproduzione della specie in parola ecc." Delle fasi riproduttive di Dinenympha sono adesso in grado di dare notizie più dettagliate e sicure ed ho fiducia che il chiar^mo^ Prof. GRASSI, dopo tali notizie, che mi offriranno la occasione di illustrar meglio la morfologia della specie in quistione e quel parallelelismo tra Flagellati e spermi del tipo filiforme da me precedentemente abbozzato, voglia accettare le mie conclusioni. Queste notizie in tanto sono interessanti in quanto il GRASSI, il migliore studioso ed il sistematico del gruppo, non ha descritto un ciclo di sviluppo di Dinenympha. Con ricerche ulteriori mi prefiggo di descrivere pure quello di *Pirsonympha flagallata* GRASSI e di *Lophophora vacuolata* COMES, su cui il GRASSI non ha rivolto ancora la sua attenzione.

Ciclo evolutivo di *Dinenympha gracilis* LEIDY.

Comincerò col premettere che questo ciclo comprende diversi modi di riproduzione, per mezzo dei quali si originano nuovi Flagellati che, in seguito allo sviluppo, raggiungono lo stato adulto, mentre durante questo medesimo sviluppo va manifestandosi una notevole differenziazione di alcuni individui rispetto agli altri, differenziazione che porta in ultima analisi a uno spiccato dimorfismo

sessuale. I modi di riproduzione da me osservati e dei quali farò subito ordinatamente la descrizione sono i seguenti:

a: Riproduzione per conitomia,

b: Riproduzione per scissione,

c: Riproduzione per coniugazione.

Riproduzione per conitomia. Questo modo di riproduzione è frequentissimo nella specie da me studiata. Esaminando un preparato, allestito secondo il metodo Giemsa o Romanowski, di Flagellati contenuti nell' ampolla cecale d'un operaio o di un soldato di *T. lucifugus*, è facile riscontrare alcune forme come quelle che le figure 1 e 2 della tavola ci rappresentano. La prima figura ci rappresenta un individuo di Dinenympha che si prepara alla riproduzione conitomica. Non si può, con sicurezza, affermare il sesso proprio di questo individuo o di altri che si riscontrano nel medesimo stadio. Probabilmente si tratta di un maschio, infatti alla superficie del corpo si nota la presenza di un flagello biforcuto che si può considerare, specie in questa biforcazione come un residuo dei flagelli liberi che presenta la specie maschile adulta. Quasi in continuazione di tale flagello, ma nell'ìnterno del corpo, si nota una-serie di granuli linearmente disposti, i quali, col metodo del Giemsa, si colorano perfettamente in rosso. Ad un certo punto anzi, nel corpo citoplasmico, c' è un cumulo più vistoso formato dalla riunione di alquanti granuli del cui significato dirò più oltre. Alla serie lineare dei granuli segue un filamento, colorato come questi in rosso, il quale, ad un certo punto del suo cammino, si mostra fiancheggiato da due granuli; altri due granuli, molto più piccoli dei precedenti, del resto, si notano all' estremo assottigliato del filamento medesimo. Il citoplasma che, oltre alle formazioni descritte, involge il nucleo, presenta all' esterno un contorno piú o meno irregolare che sta a dimostrarci, per quanto lontanamente, la profonda modificazione subita dal corpo dell' individuo di forma allungata quando è maturo ed in riposo. (cfr. fig. 1 del mio lavoro No. 3). Particolari caratteri di distinzione col nucleo dell' individuo maturo ci presenta il nucleo della forma in esame. Mentre infatti nell' adulto esso ci si presenta piuttosto piccolo, ovulare e finamente granuloso, spesso fornito d' un cariosoma semplice o a manubrio (fig. 17 della tavola) a contenuto omogeneo, nello stadîo ora considerato esso ho raggiunto dimensioni ragguardevoli, acquistando nello stesso tempo una forma rotondeggiante. Molto più vistose sono le granulazioni e più ingrossato anche il cariosoma, che presenta ugualmente nel suo interno visibili e grossi granuli. La forma cosi descritta viene da me considerata come il primo stadio

della riproduzione conitomica. Ulteriormente infatti l'organismo acquista una riduzione maggiore nel citoplasma il cui contorno, frattanto, è divenuto perfettamente regolare e un maggiore sviluppo della massa nucleare. Nel citoplasma sono notevoli delle grosse granulazioni colorate coi reattivi nucleari e sparse senza ordine alcuno nel suo spessore; nel nucleo non è più visibile il cariosoma, ma sono molto più ingrossate quelle granulazioni che si osservavano nel primo momento del ciclo. Esse per altro sono in numero alquanto più piccolo ed hanno un colorito meno intenso (v. fig. 2 della tavola). Gli stadi testè descritti sono riscontrabili, per lo più, nel lume della ampolla cecale deglì operai e dei soldati di *T. lucifuyus*. Soltanto qualche rara volta ho potuto riscontrare l'ultimo anche nelle glandule salivari degli stessi individui. Però è sempre qui, in questo prodotto di secrezione dell'individuo ospitatore, che potei sorprendere la presenza delle fasi ulteriori di sviluppo. Per parecchio tempo mi ostinai a ricercare queste ultime sempre nel contenuto dell'ampolla cecale, ma le mie ricerche se poterono farmi conoscere altri modi riproduttivi di cui terrò parola in seguito, rimasero affatto infruttuose al riguardo. Mi venne allora il sospetto che, come in altri Insetti, così anche nelle Termiti, tali stadi del ciclo evolutivo di Dinenympha gracilis potessero essere riscontrati nelle glandule salivari dell'oste. Nè la mia supposizione andava errata, infatti esaminando il liquido salivare di operai e di soldati di *T. lucifugus*, che mi procuravo, schiacciando il capo di questi individui, o premendolo dalla parte degli organi boccali e allestendo dei preparati di tal materiale col metodo ROMANOWSKI e meglio ancora con quello del GIEMSA, potei notare numerosi corpi di sporulazione conitomica. Uno di tali corpi è rappresentato in fortissimo ingrandimento dalla fig. 3 a della tavola. La sua forma è rotondeggiante o leggermente ovoide. In seno ad una massa citoplasmica a colorito rossastro piuttosto che violetto, massa ricca di piccole granulazioni rosse, si notano molti piccoli nuclei. Alcuni di questi nuclei sono in evidente fase di divisione, come quelli segnati dalle iniziali n. d. della citata figura. Se questa divisione abbia luogo per un semplice fenomeno di divisione ovvero per cariocinesi, è difficile determinare. Io non ho potuto notare delle vere disposizioni mitotiche, forse anche per la picciolezza del l'organite; però posso accertare che in generale il pezzo d'unione, ai poli del quale si trovano i due nuclei figli, ha una consistenza diversa di quella che presentano questi ultimi. Esso si deve considerare come uno speciale cinoplasma riferibile a quello costituente le fibre del fuso cariocinetico tipico. Tale particolare è visibile pure

nella figura sudetta. Quando si ha la disposizione polare dei nuclei può iniziarsi in ognuno di essi una seconda scissione, e allora pare che ognuno di essi consti di due granuli che sono i due futuri nuclei. Lo stadio ulteriore al descritto è dato dalla formazione della rosetta dei giovani flagellati (v. fig. 4 della Tav.). I nuclei hanno cessato dal riprodursi conitomicamente, essi hanno assunto un contorno regolarmente ovoidale, come nell' adulto, e nel loro interno mostrano pure le granulazioni che in quest' ultimo stadio dello sviluppo sono riscontrabili. È notevole la mancanza del cariosoma. Mentre i nuclei si sono disposti nel centro, per l'azione d'una forza diremo così centripeta, data forse dalla maggiore densità dei nuclei stessi o dal fatto che in mezzo alla loro massa e rimasta della sostanza nucleare dispersa di cui i Flagellati neoformati si nutrono, il protoplasma della periferia si differenzia e si divide in tanti corpuscoli allungati che coi nuclei corrispondenti rappresentano altrettanti individui. Nel corpo citoplasmatico di ognuno di tali individui si rinvengono delle granulazioni colorate in azzurro dal bleu di metile in preparati col metodo Giemsa, che sono presumibilmente da considerare come prodotti di ricambio. Debbo avvertire che lo stadio di cui ho dato la descrizione non si rinviene più nel secreto delle glandule salivari dell' oste, come ciò avveniva per lo stadio precedentemente considerato; qualunque ricerca in proposito mi riuscì infruttuosa; esso si rinviene bensì nell' interno del tubo digerente e precisamente nel lume dell' ampolla cecale dell' individuo ospitatore. La fig. 4 della tavola dimostra appunto uno stadio di sviluppo corrispondente a quello che or ora abbiamo descritto. Non in tutti gl' individui però è facile riscontrare tale stadio, nè ciò avviene di solito in notevole quantità. Tale relativa rarità può addebitarsi a due cause. L'una che per lo più tali fasi di sviluppo siano effettivamente poco numerose (per quanto in alcuni esemplari si riscontrino anche in gran numero), l'altra, forse più efficace, che sia oltremodo effimera la durata della rosetta. Ed infatti, appena i singoli componenti di questa si sono sviluppati un poco più di quanto la citata figura non mostri ed assottigliati nello stesso tempo, essi rendonsi liberi. Dirò intanto che vario è il numero degli individui componenti ogni rosetta e varie sono le dimensioni di ciascuno di essi, per quanto io non abbia riportato altri disegni illustrativi, per amore di brevità. Dopo il distacco dalla rosetta, si continua e si completa l'accrescimento di ogni individuo sino al completo differenziamento in flagellato adulto dell' uno o dell' altro sesso. Ma di questo accrescimento e differenziamento parlerò in un apposito capitolo riserbato alla gametoge-

nesi. Ricapitoliamo adesso i punti più salienti di questo primo e più importante modo di riproduzione di *Dinenympha gracilis.*

Noi abbiamo visto che la riproduzione conitomica s'inizia nel tubo digerente dell'individuo oste. Per il fatto che non si riscontrano altri stadî ulteriori nello stesso organo, siamo stati indotti a ricercarli altrove e li abbiamo effettivamente rinvenuti nel contenuto delle glandule salivari. È dubbio tuttavia determinare se questi corpi di sporulazione conitomica che si riscontrano nelle glandule salivari d'un individuo A appartengano o provengano dal contenuto dell'ampolla cecale del medesimo individuo o d'un individuo B. Nel primo caso essi dovrebbero passare per lo spessore della parete intestinale e cadere nella cavità generale per indi-raggiungere le glandole salivari e collocarvisi. Nel secondo caso il passagio è facilmente spiegabile, ove si pensi che le Termiti amano cibarsi scambievolmente di feccia. Quanto al valore alimentare di questa, ricordiamo intanto ciò che abbiamo scritto in proposito nel ricordato lavoro sulla simbiosi dei flagellati colle Termiti. Potrebbe pure ammettersi che mediante la saliva, fornita come cibo dagli operai ♂♂ o ♀♀ alle larve e ninfe destinate a divenire re o regine, si ottenga in questi la propagazione dei protozoi così importanti per la vita degli insetti in parola. Per determinare la questione si dovrebbe procedere alle sezioni del tubo digerente e delle pareti della cavità generale dell'oste, cosa che mi prefiggo di fare nella stagione propizia. Intanto se fosse necessario cercare una spiegazione al diverso habitat che di solito s'incontra durante il ciclo di sviluppo del flagellato considerato in ispecie e dei protozoi in genere, io oserei proporre la seguente: In generale la sporulazione avviene in un ambiente liquido che oltre a presentare all'organismo in riproduzione i minori pericoli per la sua conservazione, gli permette una nutrizione più facile e diretta. Ciò si nota nel ciclo di sviluppo di molti altri flagellati, dello stesso parassita della malaria, e si potrebbero continuare gli esempi. Un tale ambiente liquido può essere rappresentato sia dal sangue, come di solito avviene negli emosporidi e nei flagellati parassiti dei vertebrati, può invece essere rappresentato dal liquido salivare come accade pei flagellati parassiti degli invertebrati. Volendo infine rappresentare in uno schema il corso del ciclo evolutivo di Dinenympha ci serviremo della qui annessa figura (A e B). In essa (A) troviamo a partire da sinistra il flagellato adulto vivente nell'ampolla cecale e nella stessa poi, seguendo la direzione della freccia, la sporocisti in vari stadi di sviluppo. A destra poi e nelle glandule salivari, presumibilmente

di un nuovo individuo, i diversi stadi di sporulazione conitomica, in basso e sempre a destra la rosetta dei giovani flagellati formatasi di nuovo nell' ultima porzione del tubo digerente d'un altro ospitatore infetto. Nella fig. B dello schema si è riprodotto il ciclo, indipendentemente dagli organi dell' oste.

Processo di scissione — Molto più semplice è questo-secondo modo di riproduzione che si compie del tutto nel lume dell' ampolla cecale. Esso consiste essenzialmente nella divisione del nucleo-ed in quella del blefaroblasta dapprima, poi in quella del corpo citoplasmico dell' individuo, che avviene in senso longitudinale. Diciamo intanto che uno dei fatti più caratteristici che precedono ed accompagnano la scissione-è la scomparsa del filamento assiale. Nessu-

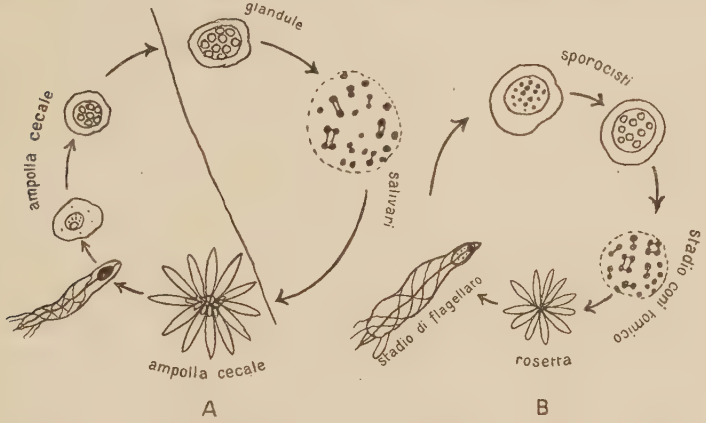


Fig. 1. Schema del ciclo evolutivo di *Dinenympha gracilis*. La freccia indica l'ordine con cui si susseguono i diversi stadi di riproduzione conitomica.

no degli individui infatti, rapresentati nelle figg. 5, 6, 7, 8, 9 della tavola, presenta questo organite tanto importante nella specie in esame. Negli individui ♂♂ dove il processo-è molto più frequente il nucleo comincia ad allungarsi spesso nel senso trasversale e talora nel longitudinale. Questa divisione del nucleo è più vicina alla amitosi che alla cariocinesi. Vero è infatti che le due parti in cui il nucleo si è scisso sono riunite da un tratto meno colorato, quasi acromatico, ma in questo fuso primordiale io non ho potuto constatare la presenza di fibre, nemmeno coi più forti ingrandimenti. L'accenno della divisione del nucleo è dato da uno stadio rappresentato nella fig. 5 in cui il nucleo si presenta solcato in tutta la suà lunghezza da una linea rifrangente che lo divide in due parti disuguali si che l'una può considerarsi come una protuberanza o

una gemma della altra. Spesso però queste due parti sono fra di loro uguali. Il fuso di unione formatosi fra le parti in scissione si va sempre più assottigliando, sino a scomparire. E cos i nella fig. 6 le due parti nucleari in scissione, fra loro uguali, sono unite da un pezzo d'unione ben visibile. Questo pezzo d'unione per altro è più allungato e rimarchevole nella fig. 7 in cui notasi pure il cariosoma in una delle porzioni nucleari come se si risolvesse per mandare parte della sua sostanza anche nell' altro nucleo. Nella fig. 8 abbiamo invece che le due porzioni nucleari in scissione sono fra loro ancora collegate da speciali filamenti che ricordano, per quanto lontanamente, il fuso cariodieretico. La fig. 9 della tavola ci rappresenta uno stadio ancora più avanzato del nucleo in scissione. Infatti fra i due nuclei figli è scomparso qualunque tratto di unione per quanto non sia ancora iniziata la citodieresi. Infine la fig. 10 ci mostra i nuclei quasi del tutto divisi (sebbene il pezzo d'unione non sia visibile o più verosimilmente sia riassorbito) la divisione del corpo cellulare già abbas tanza inoltrata, e l'apparato dei flagelli la cui formazione è per altro iniziata nelle precedenti figure quasi al completo. Uno dei due individui prodotti dalla scissione mostrasi anche munito del pungiglione che nei primi stadi del processo era venuto scomparendo come il filamento assiale col quale è geneticamente colligato. Il processo di scissione testé descritto se è chiaro per riguardo alla cariodieresi non lo è ugualmente per quanto concerne la divisione del blefaroblasta. A me è parso che, mentre l'antico blefaroblasta va in rovina, ne origini uno per ogni nucleo in scissione, quando è prossima la citodieresi (vedi la fig. 9 della tavola, dove si vede bene un blefaroblasta già neoformato accanto al rispettivo nucleo) anche l'apparato dei flagelli si neoformerebbe, come tutte le altre parti somatiche, negli ultimi stadi della scissione. Come ho gia detto il processo riproduttivo in esame è frequentissimo nei ♂♂ di Dinenympha, mentre nelle ♀♀, ora aggiungo, non potei mai riscontrarlo. Certo, ad essere conseguenti, questa scissione potrebbe essere rappresentata dalla espulsione della gemma nucleare di riduzione (vedi il mio lavoro N. 3 ed il capitolo della gametogenesi) ma solo virtualmente. Realmente abbiamo visto che non si perviene alla riproduzione di due individui, la gemma nucleare trasformandosi nei due nuclei secondari che scompaiono. Cosicchè si puo affermare che il processo di divisione dell' inviduo ♀, pure conservandosi tale morfologicamente parlando, abbia perduto il suo valore fisiologico perchè non porta alla generazione di due individui, acquistando invece tutto il valore d'una riduzione cromatica, di una vera matura-

zione sessuale che rende infine l'individuo capace di essere fecondato. La mancata scissione è molto probabilmente dovuta alle rimarche voli dimensioni raggiunte dalla ♀ il cui citoplasma non può risentire forse lo stimolo a dividersi fornitogli dalla figura cariocinetica. Al contrario nel ♂ la scissione è possibile perchè l'influenza cariodieretica si estende a tutto il corpo cellulare, le cui dimensioni sono molto più ridotte. Ciò, del resto, verificasi in tutti quei casi in cui l'equilibrio fra protoplasma e nucleo, è disturbato dalla prevalenza del primo sul secondo. E a difendere le mie considerazioni riporterò anch'io l'esempio di quanto avviene negli elementi sessuali dei Metazoi durante la maturazione. Mentre infatti nell'elemento maschile la spermatogenesi non rappresenta se non una moltiplicazione dell'elemento stesso, il quale dallo spermatogonio porta ad otto spermatidi, o, in ogni caso, a un numero più grande dell'unità, nell'elemento femmenile dalla maturazione dell'ovogonio s'arriva soltanto ad un uovo maturo. È presumibile infine che dal processo di scissione in Dinenympha originino coppie dello stesso sesso e che questo sia molto probabilmente maschile come pare pure quello dei due individui della fig. 10, ma bisognerebbe assodare questo asserto con ulteriori osservazioni. —

Riproduzione per coniugazione. In questo processo riproduttivo dobbiamo considerare due momenti: primieramente quello della maturazione, in secondo luogo l'altro della coniugazione propriamente detta. Sarebbe opportuno parlare dell'accrescimento prima ancora della maturazione, ma ciò faremo in seguito nell'apposito capitolo della gametogenesi, in cui descriveremo tutte le fasi di sviluppo che portano dall'origine del mononte al dimorfismo sessuale. Il fenomeno della maturazione è particolarmente constatabile nell'individuo femmina di Dinenympha. Nella ♀ adulta ancora isolata o nei primi momenti di coniugazione col maschio, noi osserviamo una gemma rotondeggiante attaccata al nucleo. Questa gemma si rende ben tosto indipendente dal nucleo e si divide cariocineticamente, presentando le due porzioni prodotte dalla divisione ai poli di un fuso tipico. Questo particolare è visibile nella fig. 2 del testo e nella fig. 7 della Nota 3ª già da me precedentemente citata. Nella figura qui accanto disegnata, distinguiamo inoltre attorno ad un tale apparato nucleare una speciale raggiera citoplasmatica, mentre nella fig. 7 della sudetta Nota noi ci accorgiamo che la vescicola nucleare, chiamiamola pur cosi, è circondata da uno speciale citoplasma distinguibile dal rimanente. Anche quando la ♀ non è ancora coniugata col ♂, la figura cariocinetica scompare, portando a due nuclei secondari più piccoli del principale e disposti nella por-

zione posteriore del corpo (fig. 3 del testo). Riguardo all'ulteriore destino dei due nuclei secondari è presumibile che essi si distruggano a benefizio del citoplasma. Essi infatti non sono più visibili negli ultimi stadi della coniugazione. Mentre la vescicola di maturazione si forma e poi, raggiunta una ben definita figura cariocinetica, si allontana dal nucleo principale, noi vediamo che il blefaroblasta si stacca più o meno completamente da quest' ultimo, in certi casi allontanandosene visibilmente, e trasportando seco il filamento assiale che ad esso si attacca. Il fenomeno può aver luogo anche a coniugazione inoltrata.

Fig. 2.

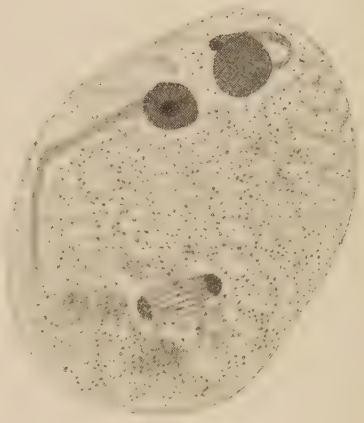


Fig. 3.

Fig. 2. Macrogamete in maturazione. Figura cariocinetica della vescicola emessa dal nucleo. Oculare comp. 4, Ob. imm. om. $^1/_{16}$, Disegno sul tavolo da lavoro Fissaz. sublimato, coloraz. ematossilina EHRLICH.

Fig. 3. Stadio di maturazione del macrogamente concomitante alla coniugazione. La vescicola di riduzione spostata verso la parte posteriore del corpo si presenta in una fase di inoltrata cariocinesi che preludia alla formaz. dei 2 nuclei secondari. Fissaz. coloraz. ed ingrandim. come sopra.

Coniugazione propriamente detta. Nel momento in cui i due gameti si coniugano assistiamo in ognuno di essi alla modificazione o alla scomparsa di certi organiti. Abbiamo già notato il distacco e l'allontanamento del blefaroblasta dal nucleo insieme con il bastoncello scheletrico che ad esso si attacca. Ora dobbiamo aggiungere che tale bastoncello va atrofizzandosi tanto più quanto più avanzata è la coniugazione e che in fine scompare del tutto (v. figg. 4 e 5 del testo e fig. della tavola). Talora la scomparsa accompagna la maturazione e precede la coniugazione. Lo stesso

fenomeno si verifica nel gamete maschile dove per altro l'atrofia e la scomparsa del bastoncello scheletrico avvengono durante le ultime fasi della coniugazione (v. fig. 3 del testo e figg. 11, 12, 13 della tavola). Dobbiamo però notare le particolari modificazioni che presentano, durante questa regressione, la parte prossimale del bastoncello, cioè e quella che costituisce il cosi detto pungiglione. La parte prossimale si risolve in granuli colorabili coi colori nucleari (v. fig. 5 del testo e 12 della Tav.) ciò che mentre ci rende l'idea della modalità onde avviene la dissoluzione del bastoncello, ci chiarisce meglio, d'altro lato, l'intima essenza della sua costituzione. La porzione costituente il pungiglione c'interessa ancora maggiormente. È infatti per mezzo di quest' organite che il gamete ♂ aderisce al

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 4 e 5. Due graduali stadi della coniugazione. La fig. 5 è semi schematica, M = macrogamete; m = microgamete. Fissaz. coloraz. ed ingrandim. come sopra.

gamete ♀, per cui esso può essere considerato pure come un organo adesivo. Nella fig. 11, che ci presenta uno dei primi stadi di coniugazione, noi possiamo notare appunto questo intimo rapporto che contrae il pungiglione del ♂ col corpo dell' individuo ♀, nel cui spessore esso s'introduce fino a raggiungerne il nucleo. Ben tosto però il pungiglione si altera, disgregandosi nelle sue parti costitutive più essenziali. Se infatti esaminiamo la fig. 5 del testo, qui accanto disegnata, possiamo notare, al posto del pungiglione, già penetrato nel corpo del gamete femmenile due anelli cromatici che non sono altro che i corpuscoli centrali dalla cui espansione esso risulta essenzialmente formato. Ciò é in relazione con quanto scrivevo nella mia Nota 3ª, sullo stesso argomento „. . . E come la coda dello spermio, cosi il pungiglione del ♂ di Dinenympha devesi considerare, essenzialmente, come una espansione dei corpuscoli centrali che con-

servano anche in questo caso, il significato di centri cinetici, che loro si è dato nelle cellule ciliate in genere, espansione circondata da protoplasma più o meno differenziato". Ora, nel fenomeno della coniugazione, i centrioli, ridiventati liberi, riacquistano il vero, il tipico significato di centri cinetici. È presumibile infatti che essi regolino la coniugazione dei nuclei gametici e ciò io affermerei senza esitazione, se essi si conservassero negli ulteriori stadi di tale coniugazione. Però nei casi che sinora sono caduti sotto il mio esame essi, in tali stadi, non si mostravano più. In questo caso non sarebbe nemmeno inverosimile l'altra ipotesi, che cioè essi vengano smaltiti per nutrire il corpo citoplasmatico, anche fornendo energia sessuale per permettere l'ulteriore coniugazione dei nuclei gametici. La coniugazione di questi ultimi è posteriore alla penetrazione del nucleo del ♂ il cui corpo si fonde, in modo da diventare più o meno indistinto con quello della ♀ (vedi fig. 13 della Tav.) nel corpo stesso di quest' ultima. Questo primo stadio del ravvicinamento dei due nuclei si può chiaramente osservare nella fig. 3 del testo. Bisogna aggiungere che i due nuclei avvicinati nel corpo ormai unico dei due individui coniugati, si presentano ancora in relazione con un rudimento del bastoncello scheletrico. Anche questo rudimento, per altro, scompare quando il ravvicinamento s'è fatto più marcato, in modo che i due nuclei venuti infine in contatto, possano coniugarsi. È quanto si osserva nella fig. 13 della Tavola. Per il fatto che io non ho potuto riscontrare stadi ulteriori al descritto, io debbo credere che la coniugazione in questa specie di flagellato sia permanente e non temporanea. Dallo stadio sopra indicato si perviene ad un nuovo individuo di Dinenympha. Questo individuo che ci rappresenta l'anfionte mostra, prevalentemente, i caratteri del macrogamete, specialmente per quanto riguarda la forma e le dimensioni del corpo non che la costituzione dell'apparato nucleare. Nella fig. 21 della Tavola noi abbiamo disegnato appunto un anfionte, e che tale sia si ricava dalle 8 membrane ondulanti, doppie cioè, di quelle riscontrabili nel mononte. Nel nucleo granuloso è ben visibile un cariosoma, e all'esterno e in contatto con esso il blefaroblasta con cui si mette in relazione l'unico bastoncello scheletrico con forma e dimensioni come nel mononte.

Gametogenesi. Occupiamoci infine dello sviluppo e del differenziamento dei due gameti, cominciando dal gamete maschile. Dopo che la rosetta si è disgregata, i singoli individui ci si presentano abbastanza diversi fra loro secondo che son destinati a diventare gameti o meglio a rappresentare l'uno o l'altro sesso. Quelli che son destinati a diventare dei ♂♂ ci si presentano coi seguenti caratteri.

Il corpo cellulare è più allungato di quello di altri componenti della rosetta il cui destino sarà diverso. In esso si osservano già le membrane ondulanti e il bastoncello scheletrico, alcune delle prime neoformate, altre in via di formazione. Per quanto io abbia cercato, non ho trovato stadi liberi anteriori a quello che descriviamo. Però non è dubbio che tali stadi in cui la formazione delle membrane, dei flagelli e del bastoncello scheletrico sia meno avanzata debbano esistere. Nel nucleo, posto ancora all' estremo anteriore, non c'è nulla di notevole, tranne la sua visibile struttura granulare. Nel citoplasma invece risaltano subito all' occhio, oltre alle membrane e al bastoncello, dei granuli come quelle e come il nucleo colorati in rosso. Alcuni di questi granuli, che sono anche i più grossi e i meno colorati sono sparsi senz' ordine alcuno, altri invece sono distribuiti in ordine determinato, spesso in serie lineare, ed allora fanno seguito, completano anzi una delle membrane ondulanti. D'altro lato, lungo quasi tutte queste membrane si possono notare ancora soluzioni di continuo occupate da uno o più granuli. Quale significato bisogna dare a tali granuli? Evidentemente essi sono quelli che costituiscono, iustaponendosi, le membrane stesse. Esse risultano formate da granuli iustapposti, e quando vanno in rovina, come avviene durante il processo di conitomia, si disgregano nei granuli formativi (vedi fig. 1 della Tavola). Nè origine diversa credo abbia il bastoncello scheletrico la cui formazione, però, sembra precedere quella delle membrane. Fra i granuli ricordati dobbiamo distinguerne un gruppo che si mette in relazione col bastoncello medesimo. Sono 4 granuli, disposti 2 a 2, lungo il bastoncello, a livello della sua inserzione col nucleo. Tutti i particolari su descritti si possono osservare, insieme con una spiccata basofilia dell' intero corpo citoplasmatico nella fig. 14 della Tavola. Procedendo nello sviluppo (fig. 15, 16) noi possiamo osservare le seguenti importanti modificazioni. Anzitutto la sostanza citoplasmica diventa acidofila, si colora infatti col bleu di metile. Del citoplasma comincia a differenziarsi una porzione anteriore sporovvista di granulazioni ed una porzione posteriore sfornita anch' essa di granulazioni a cui mette capo il bastoncello scheletrico, che frattanto ha raggiunto il suo definitivo sviluppo. La prima diventerà la porzione anteriore o testa del flagellato, la seconda la coda o pungiglione, dopo altre trasformazioni e compenetrazioni di parti di cui diremo. Intanto le membrane ondulanti e i flagelli che lor fanno seguito, non chè il bastoncello scheletrico, sono già al completo e ben risaltano sulla colorazione acidofila che presenta il citoplasma. Veniamo ai granuli cromatici. Parlando di essi ci riferiamo dapprima a

quelli che abbiamo descritti lungo le membrane ondulanti, precisamente dove queste presentano soluzioni di continuità. A questo stadio tale gruppo di granuli cromatici è scomparso, ciò che si deve mettere in rapporto col definitivo sviluppo delle membrane. Modificazione ben diversa mostrano i due gruppi di granuli cromatici che circondavano il bastoncello scheletrico al suo inizio. Questi granuli si fondono 2 a 2, precisamente i due superiori o perinucleari formano un solo granulo le cui dimensioni corrispondono alla fusione dei due granuli di origine; tale granulo resta accollato al nucleo. I due inferiori si fondono pure in un granulo che però non conserva la disposizione primitiva, ma si sposta rapidamente in basso costeggiando il bastoncello scheletrico od assile. Così, nella citata fig. 15 della Tavola, esso notasi in vicinanza del pungiglione, quasi in contatto con lo stesso. Evidentemente i granuli così descritti formeranno rispettivamente l'uno il granulo basale del bastoncello, il secondo l'anello cromatico del pungiglione. Infatti in prosiegno di sviluppo, sia che si sposti il nucleo al di sotto della porzione anteriore dell'organismo, sia che il bastoncello assile si allunghi verso quella stessa porzione, noi arriviamo ad un ultimo stadio in cui il bastoncello stesso ha raggiunto l'estremo anteriore, mostrandosi sempre sormontato dal granulo basale che ora, più che mai, acquista il valore d'un vero blefaroblasta. Tale disposizione può riscontrarsi nelle fig. 4 e 5 del mio lavoro citato e nella fig. 16 della Tavola. Per quanto concerne il pungiglione od organo adesivo, come lo chiamai nello stesso lavoro, dove ne davo una descrizione abbastanza particolareggiata che mi esime dall' aggiungere altro di nuovo, ricorderò che il granulo distale che aveva raggiunto l'organite in parola (stadio rappresentato dalla fig. 15) nel punto in cui esso si libera dal citoplasma, si scinde in due granuli. Le modificazioni cui ognuno dei 2 granuli va incontro sono un pò complicate e non permettono all' osservatore descriverle con la chiarezza necessaria. Pare verosimile, ad ogni modo, che uno di tali granuli si scinda ulteriormente in due altri i quali costeggiano l'estremo del filamento assiale nel punto in cui penetra nella guaina del pungiglione, mentre l'altra si disponga ad anello, abbracciando così il pungiglione nella parte più slargata. È quanto si nota nelle fig. 4 e 5 della su ricordata Nota e nella fig. 16 della Tavola. In uno stadio ulteriore dello sviluppo anche questo anello cromatico si scinde in altri granuli il cui numero non ho potuto ben determinare. Nella fig. 5 della mia Nota 3ª esse sono in numero di 3. A questo stadio il microgamete si può considerare veramente maturo.

Per completare le modificazioni compiute in ogni suo organite dallo stadio di sporozoite indifferente a quello di gamete, parliamo un pò delle trasformazioni avvenute nel nucleo e nel citoplasma. Il nucleo poco si modifica nel suo contenuto, solo che le sue granulazioni si fanno più numerose e nello stesso tempo più piccole. Quando poi ci troviamo in presenza d'un individuo in avanzato stadio di maturità sessuale, il nucleo presenta un visibile cariosoma, talora due, derivanti questi dal primitivo cariosoma in scissione (v. fig. 17 della tavola). Negli stadi di completa maturazione i cariosomi più non si mostrano. Qual è stato il loro destino? Anche per questa domanda non si può dare una sicura risposta. A me pare che ci debba essere una certa relazione tra la scomparsa dei cariosomi nucleari e l'apparizione dei corpuscoli cromatici perinucleari da cui origineranno, rispettivamente, il corpuscolo basale del filamento assiale e l'anello cromatico del pungiglione. Quali siano per altro i termini precisi di questa relazione non saprei per adesso indicare. Passiamo al citoplasma. Questo che si conserva colorato coi colori acidi del bleu di metilene sino alla formazione degli sporozoiti della rosetta, va sempre più acquistando, sin da questa momento i colori basofili, ma tale basofilia diminuisce gradatamente durante la maturazione del microgamete e a maturazione completa la colorazione del citoplasma è leggermente acidofila. Spiccano allora, ed anche prima, nella massa citoplasmatica granuli più o meno grossi di colore azzurro che contrastano con quelli cromatici descritti nelle forme anteriori più giovani. Questi granuli sono molto verosimilmente prodotti del metabolismo e perciò non sempre si osservano (v. fig. 17 della Tavola). Il metodo del Romanowski è più atto a metterli in evidenza di quello del Giemsa.

Differenziamento del macrogamete. — Dopo lo stadio di rosetta l'individuo che, staccandosene, è destinato a divenire elemento sessuale femmenile comincia a crescere in dimensioni più marcatamente di quanto non faccia il microgamete in formazione. In esso troviamo la presenza di granuli cromatici disposti alcuni in evidente serie longitudinale lungo il flagello scheletrico o le membrane ondulanti che perciò da quelli si debbon considerar costituite, altri ammucchiati presso il nucleo, altri ancora contenuti in una formazione nucleiforme verso il mezzo del corpo cellulare. È notevole pure la presenza di flagelli nei primi stadi della gametogenesi, flagelli che rappresentano la continuazione delle membrane ondulanti (v. fig. 18 della Tavola) e che scompaiono negli stadi piu avanzati dello sviluppo. Così pure, procedendo nello sviluppo, il corpo cellulare

dell' individuo si presenta notevolmente ingrossato, specie nella sua porzione posteriore di forma ovoidale e si colora vie più con i colori basici, perdendo la sua acidofilia per l'eosina (fig. 6). Una particolare considerazione merita il comportamento del nucleo. Esso posto sin dapprincipio all'estremo anteriore del corpo, poco si interna in seguito in questa parte, e a sviluppo inoltrato, si scinde in due porzioni mediante una speciale gemmazione (v. fig. 19 della Tavola) preannunziata dall'accumularsi verso questa parte di cromatina compatta. Il pezzo così prodotto resta talora in connessione col nucleo con un tratto meno cromatico la cui parte prossimale al nucleo stesso è pure fortemente colorata ed ispessita. Ora questa porzione così separatasi dal nucleo, formerà il corpo basale del bastoncello scheletrico come si può verificare osservando la fig. 20 della Tavola. Nella medesima noi vediamo presso alla figura di scissione una figura cariocinetica in fase di aster che va presumibilmente messa in rapporto con il nucleo accessorio che dicemmo esistere nei primi stadi della gametogenesi.

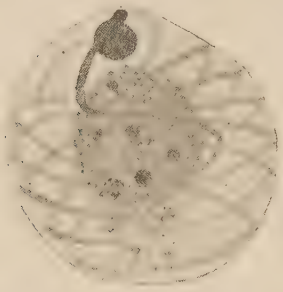


Fig. 6. Macrogamete maturo. Fissaz. coloraz. ed ingrandim. come sopra.

Mettendo ora in raffronto quanto avviene durante il differenziamento sessuale dei due gameti, notiamo: Nei primi stadi la somiglianza fra micro e macrogameti è notevole, se si eccettua in questi ultimi un ammasso nucleiforme di granuli colorati in rosso che manca ai primi. La somiglianza si attenua in seguito mentre diviene più spiccata la differenza che riguarda le dimensioni ed il compartamento delle formazioni parablastiche e del nucleo. Le dimensioni del macrogamete si fanno sempre più vistose e se ne accentua la forma ovoidale, mentre il microgamete è più piccolo e vermiforme. Le formazioni parablastiche che persistono integre nel microgamete perdono di sviluppo nel macrogamete dove si nota infatti l'atrofia del bastoncello scheletrico e la perdita dei flagelli liberi delle membrane ondulanti. Infine è caratteristico in ognuno degli eterogameti il comportamente nucleare. Mentre infatti il nucleo del macrogamete persiste a conservarsi nella porzione anteriore del corpo, sino allo sviluppo completo dell' individuo, nel microgamete esso si approfonda,

durante la maturazione, sino a raggiungere la regione mediana del corpo. Ma differenze più importanti della posizione intercedono nella morfologia interna del nucleo. Nel microgamete il nucleo presenta un visibile cariosoma nel suo interno, da cui origina in modo poco chiaro il blefaroblasta, nel macrogamete invece si ha un ammasso periferico della cromatina che, quasi svaginandosi, dà origine chiaramente al blefaroblasta stesso col quale resta attaccato mediante un tratto ipocromatico. Più importanti sono le differenze di comportamento per quanto riguarda il nucleo accessorio. Nella ♀ esso conserva le sue proprietà nucleari, potendo persino presentare una divisione indiretta, nel ♂ esso non si mostra in forma così tipica ed al massimo potrebbe essere rappresentato dai quattro corpuscoli centrali descritti nei suoi primi stadi. Tutti questi caratteri differenziali fra micro- e macrogameti sono certamente in rapporto al diverso funzionamento di essi. Così la maggiore dimensione della forma ♀ fa pensare ad una più ricca quantità di materiali nutritivi che questo ovoide protozoarico smaltisce durante i fenomeni di coniugazione, direi quasi di fecondazione, perchè il ♂ si risolve quasi completamente nel suo interno, prima che avvenga l'anfimissia nucleare, e dopo questa e la formazione dell' anfionte, una presumibile riproduzione per sporulazione. Corrispondentemente il ♂ ha, rispetto alla forma ovoide, mezzi di movimento più efficaci per raggiungere quest' ultima, tali sono la porzione anteriore molto assottigliata e la presenza del pungiglione od organo adesivo posteriormente.

Parallelismo fra la morfologia dei Flagellati e degli spermi filiformi. — Poco ho da aggiungere a quanto esposi, su questo riguardo, nella mia già ripetutamente citata Nota 3ª, alla quale rimando quindi il lettore. Ricordo qui che l'omologia della coda dello spermio con il pungiglione del Flagellato può essere sostenuta ancor meglio, tenendo conto del modo di penetrazione e di risoluzione dei due organiti, durante la fecondazione. È noto infatti, dai lavori del Kostanecki e Wierzeiski, di Erlanger, del Duesberg ecc., che lo spermio penetra con tutto il suo segmento terminale nell' uovo maturo e che quivi (vedi specialmente le ricerche del Duesberg) esso si risolve in tanti granuli mitocondriali che dànno pure ragione della sua costituzione. Un fenomeno presso a poco simile ha luogo durante la fecondazione di Dinenympha. Anche il comportamento dei 2 corpuscoli centrali nell' uno e nell' altro elemento risulta dalle presenti ricerche così affine, da giustificare l'omologia da me fatta fra questi organiti. Il comportamento delle membrane ondulanti e del filamento assile, durante la riproduzione

conitomica, dimostra la costituzione di questi organiti, in tutto simile a quella della guaina a spirale, del manicotto caudale e, dove esistono, dei flagelli multipli di certi spermi. Come questi organiti son costituiti in prevalenza da formazioni mitocondriali, anche quelli corrispettivi del Flagellato risultano composti da granuli cromoidi che forse si potrebbero alla loro volta omologare ai mitocondrî. Meno chiara ancora risulta l'omologia di altre parti come l'idiozoma e il blefaroblasta nella loro origine, morfologia e significato, quella dell'origine dei centrioli ecc., tutte quistioni su cui bisogna ancora lavorare per potersi pronunziare con sicurezza.

Catania, Settembre 1911.

Appunti bibliografici.

1) Buscalioni, L. e Comes, S.: La digestione delle membrane vegetali per opera dei Flagellati contenuti nell' intestino dei termitidi e il problema della Simbiosi. Atti Accad. Gioenia di Sc. N. Ser. Vol. III. Catania 1910.

2) Comes, S.: Lophophora vacuolata Comes n. g. n. s. di Flagellato dell' intestino dei Termitidi. Boll. Accad. Gioenia Sc. N. Catania, Giugno 1910.

3) —: Alcune considerazioni citologiche a proposito del dimorfismo sessuale riscontrato in Dinenympha gracilis Leidy. Nota prel. Boll. Accad. Gioenia Sc. N. in Catania, Giugno 1910.

4) Foà, A.: Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati (11 Processo di divis. delle Triconinfe). N. P. in R. C. R. Accad. Lincei Vol. XII 2° Sem. 1904.

5) Foà, A. e Grassi, G. B.: Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati (1. Processo di divisione delle Ioienie e forme affini). Nota prel. ibid.

6) Grassi, G. B.: Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi, con un' appendice sui Protozoi parassiti dei Termitidi e sulla fam. delle Embidine (in collab. col Dr. Sandias A.). Atti Accad. Gioenia di Sc. N. in Catania Vol. VII Ser. IV 1894.

7) —: Intorno ai Protozoi dei Termitidi. Atti R. Accademia dei Lincei. Maggio 1911.

8) Hartmann, M.: Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. Festschr. zum 60. Geburtstage Richard Hertwig's. Bd. I. 1910.

9) Prenant, A., Bouin, P. e Maillard, L.: Traitè d'histologie. Tome I. Cytologie générale et spéciale. Schleicher frères, Paris 1904.

Spiegazione della Tavola.

Tavola 11.

Fig. 1. Inizio della sporulazione. Le membrane ondulanti sono scomparse e il filamento assiale si presenta in gran parte disgregato. Met. Giemsa Micr. Zeiss Oc. comp. 4,ob. imm. om. $^1/_{16}$, tubo evaginato, disegno sul tavolo da lavoro.

Fig. 2. Stadio di sporulazione conitomica più avanzato del precedente. Met. di preparaz. e ingrandim. come sopra.

Fig. 3. Ultimo stadio della conitomia, preparato tratto dal contenuto delle glandule salivari dell' oste. Metodo di preparaz. e ingrandim. come sopra.

Fig. 4. Formazione della rosetta. Metodo di preparaz. ed ingrandim. come sopra.

Fig. 5—10. Varie fasi di riproduzione per scissione. Metodo di preparazione e ingrandimento come sopra.

Fig. 11—13. Vari stadi della coniugazione. Metodo di preparazione e ingrandim. come sopra.

Fig. 14—17. Fasi diverse della microgametogenesi. Metodo di preparazione e ingrandimento come sopra, tranne per la fig. 17 tratta da un preparato allestito col metodo Romanowski.

Fig. 18—20. Fasi diverse della macrogametogenesi. Metodo Giemsa, ingrandim. acome sopra, tranne che per la fig. 20 in cui, caeteris paribus, si è adoperato l'oculare N. 8.

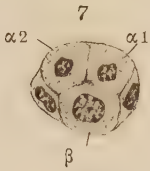
Fig. 21. Probabile stadio dell' anfionte, subito dopo l'anfimissia nucleare. Metodo Giemsa, ingrandimento come sopra.

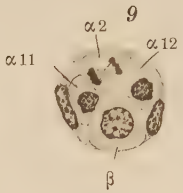
Paschen gez.

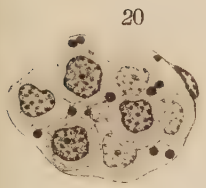
Verlag von Gu

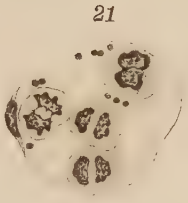
1
2
3
4
5
10
β
11
β 1
β 2
12
β 1
β 2
13
β 1
β 2
19
18
17
β 111
α 111
β 112
α 112
25
β
α
end. n.
p. c. n.
g
sp. n.
ep. n.
sp. n.
23
24
β
β
α
β
α
c
β

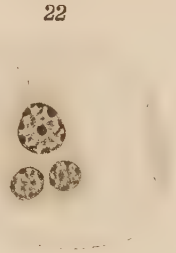
J. Ikeda.

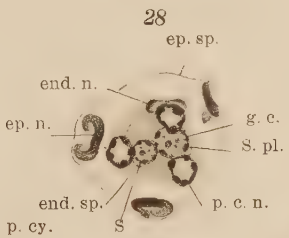


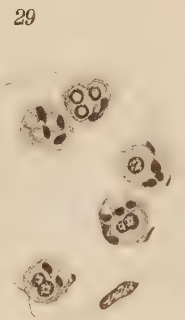


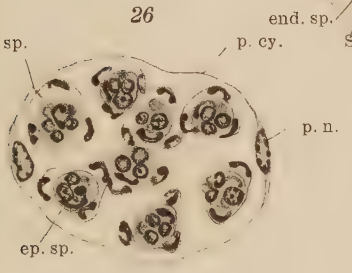












J. B. Obernetter, München, reprod.

Fischer, Jena.

S. Comes dis
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. A. Frenke Leipzig

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin; Protozoenabteilung.)

Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei *Chilomonas paramaecium.*

Von

Dr. **Kurt Nägler.**

(Hierzu Tafel 12 u. 13 und 1 Textfigur.)

Da die Kernteilung von *Chilomonas paramaecium* in den betreffenden Arbeiten von Prowazek (1903 u. 1907), Awerinzew (1907) und Hartmann und Chagas (1910) gar nicht oder nur im Stadium der Prophase beschrieben worden war, so erschien es mir sehr wünschenswert, hierüber Aufklärung zu gewinnen, zumal mir reichliches Material zu Gebote stand. Als ich nach Vollendung dieser Arbeit und Auffindung der wichtigsten Stadien die Publikation von Dangeard (1910) zu Gesicht bekam, wurde ich nur noch mehr bestärkt in dem Bestreben, diesen höchst eigenartigen und einzig dastehenden Kernteilungsmodus aufzuklären. Denn abgesehen davon, daß die Arbeit von Dangeard mangelhafte Abbildungen aufweist, hat der Verfasser weder die Anfangs- noch Endstadien genügend beschrieben und manche Einzelheiten übersehen, so daß es mir angebracht schien, die von mir gefundenen Stadien nochmals zu beschreiben, wobei nur ab und zu an den Angaben des Verfassers Kritik geübt werden mag.

Das Material stammt aus einer Kultur, die von einem kleinen Tümpel aus der Umgebung Berlins in einem hohen Glasgefäße angelegt wurde. Neben den *Chilomonas* traten besonders Infusorien darin auf, die zu den Gattungen *Glaucoma*, *Lionotus* und *Coleps* gehörten. Und zwar zeigte sich folgende biologische Eigentümlichkeit.

Wenn die Kultur lange Zeit ruhig stand und das Wasser allmählich verdunstete, nahm die Zahl der vegetativen Individuen von *Chilomonas* ab, die der Infusorien zu, und zwar derart, daß sich das Häufigkeitsmaximum ablöste in der Reihenfolge *Glaucoma*, *Lionotus*, *Coleps*. Wurde frisches Wasser aufgefüllt, so verschwanden die gebildeten *Chilomonas*-Cysten und es trat in der Kahmhaut an der Oberfläche lebhafte Vermehrung der *Chilomonas* ein, *Lionotus* und *Coleps* verschwanden fast vollständig. Dieses Verhalten zeigt also, daß je nach den Lebensbedingungen des Mediums die eine oder die andere Art sich lebhafter vermehrt und sogar teilweise verdrängt werden kann.

Zur Zeit des Optimums der *Chilomonas*-Entwicklung wurden nun Präparate angefertigt, durch Feuchtfixierung in Sublimatalkohol, FLEMMING'scher Lösung oder Pikrinsäure-Eisessig, die neben Hunderten von Chilomonaden auch viele *Glaucoma*-Individuen enthielten. Trotzdem bereits die früheren Autoren auch davon sprechen, daß ihnen viel Material zu Gebote stand, gelang es doch keinem, außer DANGEARD, den eigenartigen Kernteilungsprozeß aufzufinden. Dieser Umstand führt uns zu einem weiteren biologisch sehr interessanten Resultate, daß nämlich das Auffinden von Teilungsbildern abhängig ist vom Zeitpunkte der Fixierung. Diese wurde nämlich nachts vorgenommen und es zeigte sich, daß dann auf den Präparaten sehr viele Teilungsbilder vorhanden waren. Wurde am Vormittag oder in den ersten Nachmittagsstunden fixiert, so waren mit verschwindend geringer Ausnahme fast keine Teilungsbilder zu sehen. Erst wenn von 5 Uhr abends an bis ca. 9 Uhr fixiert wurde,[1]) gelang es, viele Teilungen zu fixieren. Selbst auf Präparaten, die an einem trüben, regnerischen Nachmittage angefertigt waren, befanden sich recht häufig Teilungen. Diese sind somit abhängig von der Abnahme des Lichtes und dem Eintreten der Dunkelheit, sowie in der Zeit ihres Maximums von einer bestimmten Zeit.

Was nun die Zeit des Ablaufes einer Kernteilung betrifft, so hat bereits PROWAZEK (1903) darüber berichtet (38 Min.), ferner DANGEARD (1910), der als Beobachtungszeit eine halbe Stunde angibt und hinzufügt, daß er Gründe hätte zu glauben, daß die Zweiteilung sich unter normalen Bedingungen, d. h. im flüssigen Milieu der Kultur rascher vollzieht. Ich habe in vivo die Zweiteilung mehrere Male verfolgen können und stets gefunden, daß von den ersten Anzeichen einer Teilung, d. h. von der Abnahme der Länge und der

[1]) In den Monaten Dezember und Januar.

beginnenden Verbreiterung bis zur vollständigen Trennung die Zeitdauer nur 5 Minuten beträgt. Hat erst einmal die Zelleinschnürung von hinten her eingesetzt, so dauert der Prozeß nur 2 Minuten und vollzieht sich unter rotierender Bewegung der beiden Tochtertiere (siehe Fig. 39). Auch die Kürze der Zeit einer Teilung mag vielleicht als Erklärung dafür dienen, daß so wenig Stadien bisher bekannt waren, trotzdem von mehreren Autoren hierüber Untersuchungen angestellt worden waren.

Ehe ich nun auf die Beschreibung der Kernteilung eingehe, möchte ich noch kurz einiges über den Bau und die allgemeine Lebensweise von *Chilomonas* mitteilen. Da betreffs dieser Fragen schon vieles Wichtige durch die Arbeiten früherer Autoren geklärt ist, so kann ich mich hierbei kurz fassen und verweise auf die diesbezüglichen bekannten Resultate.

Wie Ulehla (1911) angibt, ist die abgeplattete Gestalt von *Chilomonas* durch die plasmatische Hautschicht bedingt, die nicht metabolisch, wohl aber elastisch ist, wie bei der Teilung und bei der Abrundung infolge Sauerstoffmangel hervortritt. Derartige Abrundungsstadien kann man unter dem Deckglas nach einiger Zeit häufig beobachten, ferner solche, die an der Dorsal- oder Ventralseite, gewöhnlich am hinteren Ende, eine Einbuchtung aufweisen. Überhaupt treten deformierte Individuen häufig auf, wenn die Kultur längere Zeit keinen Zusatz von frischem Wasser erfahren hat. Auf die dann gleichfalls eintretenden Degenerationserscheinungen komme ich weiter unten zu sprechen. Im allgemeinen herrscht eine ziemliche Konstanz in der Größe, doch treten mitunter über die Hälfte kleinere Exemplare auf, die nicht zu den aus einer Teilung hervorgegangenen Individuen zu zählen sind, sondern als verkümmerte und degenerierende Formen anzusehen sind (z. B. Fig. 7).

Auf der ventralen Seite befindet sich eine trichterförmige Einstülpung, ein sog. „Schlund", der sackartig über der Mitte des Körpers endet. Dangeard (1910) spricht von einer „einfachen Falte", Ulehla von einem „Schlunde", der zwei Teile erkennen läßt, wie ich bestätigen kann. Nur im unteren Teil befinden sich an der Innenfläche der Wandung jene vorderhand rätselhaften „Körner", die ihn gewissermaßen austapezieren. Sie liegen gewöhnlich in mehreren parallelen Reihen, die sich nach unten zu bis an die Kernrindenschicht erstrecken können (siehe besonders die Fig. 2, 6, 17, 22). Diese Granula sind rund und treten besonders auf den mit Sublimatalkohol fixierten und etwa 2—3 Tage mit Heidenhain gefärbten Präparaten deutlich hervor. Auch in vivo kann man sie bereits wahrnehmen. Nach

DANGEARD besitzen diese Granula die allgemeinen Reaktionen des Protoplasmas; nach meinen Beobachtungen weisen sie keine der Reaktionen auf, die für Volutin[1]) oder metachromatische Körper in Betracht kommen. Bei der Teilung liegen sie in mehreren Längsreihen und diese werden nach der Teilung des Schlundapparates einfach auf die neu entstehenden Tochtertiere mit verteilt. Über ihren Ursprung, ihre Rolle und Bedeutung weiß DANGEARD nichts anzugeben. Nach ULEHLA, BÜTSCHLI und KÜNSTLER sollen sie beim Zerfall des Körpers aus dem Körper heraustreten und „als Spuren lange Fäden hinterlassen". Diese Fäden hat KÜNSTLER, wie ULEHLA angibt, als Trichocysten gedeutet, wohl mit Unrecht, wie mir scheint. Beim Absterben treten die Körner gewöhnlich aus dem Schlund heraus und vollführen draußen tanzende Bewegungen, die mit der BROWN'schen Molekularbewegung identisch sind. Jedenfalls habe ich keine Fäden beobachtet. Auf die Absterbeerscheinungen komme ich noch weiter unten zu sprechen. Während obige Körner bei normalen Individuen in der Regel in Längsreihen angeordnet sind, die auf den Fig. 2, 6, 10, 14, 17 klar hervortreten, beobachtet man eine unregelmäßige Lagerung besonders bei den Individuen, die mit Reservestoff- oder Dissimilationsprodukten teilweise angefüllt sind (Fig. 7). Sie lassen zum Teil noch die ursprüngliche Reihenanordnung erkennen, weichen aber mehrfach davon ab, indem die Reihen seitlich abbiegen, ungleich lang sind und schließlich auch regellose Durcheinanderlagerung auftritt.

Nach unten zu reichen die Körnerreihen bis zur Kernrindenschicht und es gewinnt fast den Anschein, als ob sie genetische Beziehungen zum Kern besitzen. Denn einmal liegen im Außenkern runde stark gefärbte Körner, die gleiche Größe mit den Körnern des Schlundapparates besitzen. Ferner beobachtet man häufig in der Kernsaftzone ein vom Binnenkörper abgeschnürtes sog. Entosom (auf eine weitere Deutung des Entosoms im Sinne PROWAZEK's 1903 komme ich weiter unten zu sprechen), das mit einer Körnerreihe durch einen feinen Faden in Verbindung zu stehen scheint und in der Verlängerung dieser Reihe nach unten zu liegt (Fig. 5 u. 6). Des weiteren wurden hantelförmige Durchschnürungsstadien obiger Körner beobachtet. Bei der Kleinheit dieser Gebilde ist es sehr schwierig zu entscheiden, ob es sich hier nur um eng aneinander

[1]) Mit polychromem Methylenblau färben sich diese Körner genau so wie der Kern blau, während nur die Periplastgranula und Volutinkörner sich rot färben. Ja selbst der Binnenkörper des Kernes weist des öftern einen rötlichen Ton auf, während der Außenkern rein tiefblau erscheint.

liegende Einzelkörner oder um wirkliche Teilungen handelt. Jedenfalls möchte ich mit Vorbehalt die Vermutung aussprechen, daß die Körner mit dem Kern in genetischer Beziehung stehen und zum Teil vom Kern aus regeneriert werden, zum Teil auch selbständig sich teilen.

Bei der Zellteilung wird der Schlund einfach zerschnürt und Hand in Hand damit findet eine Verteilung der Körnerlängsreihen auf die beiden Tochtertiere statt. Die Verteilung der Längsreihen kann man auch in vivo beobachten, wie Dangeard richtig angibt. Dabei tritt eine Verbreiterung der Längsreihen auf eine größere Oberfläche ein und schließlich eine Vereinigung zu zwei Gruppen unterhalb jeder kontraktilen Vacuole. Diese Gruppen befinden sich noch eine Zeitlang in Verbindung durch kürzer angeordnete Reihen, die dazwischen liegen. Auf den Endstadien ist dann jeder Komplex deutlich getrennt. Dieser Teilungsvorgang ist auf den fixierten Präparaten nicht so deutlich zu verfolgen, da die Chromatizität der Körner sehr stark bei der Teilung abnimmt, was auch zugunsten einer Verwandtschaft mit Kernstoffen spricht (Fig. 34 u. 37).

Was die Rolle und Bedeutung obiger Körner nun anlangt, so bin ich geneigt, sie in ihrer Gesamtheit als Stützapparat des Schlundes aufzufassen, ähnlich etwa wie beim Reusenapparat von *Chilodon* (Nägler 1911). Im Leben kann man nämlich beobachten, daß der Schlund seitlich verlagert wird und innerhalb eines gewissen Spielraumes sich bewegt, wobei seine Form gewahrt bleibt. Dies geschieht vielleicht durch die Befestigung der ihn austapezierenden Körnerlängsreihen, die ihm einen Halt verleihen und eine gewisse Flexibilität oder Kontraktilität zulassen.

Über die Amylonkörner finden sich einige Angaben bei Dangeard (1910). Wie bekannt, gehört *Chilomonas* zu den wenigen Formen, die trotz ihrer Farblosigkeit „Stärke“ führen; Chromatophoren sind nicht vorhanden. Nach Fisch sollen die Amylonkörner in Leucoplasten entstehen. Hiergegen wendet sich Dangeard und kommt zu folgendem Resultate. Die Lage der Amylonkörner im Körper des *Chilomonas* ist sehr charakteristisch; sie bilden eine regelmäßige Schicht unter dem Periplast und im Kontakt mit ihm. Im Zentrum der Amylonkörner befinden sich Scheiben, die verschieden groß sind und verschiedenes Aussehen haben. Diese Scheiben hat vielleicht Fisch für seine Stärkebildner angesehen. Es handelt sich dabei wohl nicht um echte Pyrenoide; „lorsque l'amidon ou le paramylon existent chez les organismes inférieures incolores, ils sont simplement déposés sous forme de grains dans des vacuoles, après

avoir été sécrétés dans le protoplasma; cet amidon est repris par la cellule selon les besoins de la nutrition". Mit Zinkjodid tritt Blaufärbung der Amylonkörner ein, bei Jodbehandlung und Schwefelsäurezusatz Braunfärbung, die bei weiterer Auflösung in dünnen Schichten in Violett übergeht. Die Amylonkörner sind besonders nach der Fixierung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit noch erhalten und verdecken oft die Kernbilder und die Plasmastruktur, während sie sich bei Fixierung mit Sublimatalkohol wahrscheinlich im Alkohol auflösen und die Plasmastruktur mit ihren ziemlich regelmäßig angeordneten Waben deutlich hervortreten lassen.

Außer den Amylonkörnern befinden sich nun noch unregelmäßige größere und kleinere, meist runde Einschlüsse in der Zelle, die ich nach den angestellten Reaktionsversuchen für Volutin halte (Fig. 5, 7, 9, 11). Nach DELAFIELD-Färbung tritt wie bei *Haematococcus* nach REICHENOW (1910) eine starke Überfärbung dieser Einschlüsse ein und selbst bei starker HCl-Differenzierung wird der Farbstoff längere Zeit festgehalten, während der Kern längst entfärbt ist. Auch die Methylenblaufärbung mit H_2SO_4-Behandlung nach A. MEYER deutet auf Volutin. Mit polychromem Methylenblau färben sich diese Körner blaurot. REICHENOW hat die Bildung des Volutins im Plasma eingehend studiert und nimmt eine Verwandtschaft mit Kernstoffen an. „Da die Affinität des Volutins zu den Farbstoffen die des Chromatins erheblich übersteigt, so läßt diese Tatsache auf einen erheblich höheren Phosphorgehalt schließen." Angestellte Versuche sprechen zugunsten dieser Annahme. Bei Teilungsstadien tritt auch bei *Chilomonas* ein Abblassen der Volutinkörner, ja ein fast vollständiges Verschwinden ein, das auf Rechnung des Bedarfs des Kernes an P-haltigen Eiweißstoffen zu setzen ist. Die Auflösung der Körner geht bei *Haematococcus* auf der dem Kern zugewandten Seite zuerst vor sich, wie REICHENOW angibt. Das Volutin wird demgemäß aufgefaßt als „Regulationsstoff" in dem Wechselverhältnis zwischen Kern und Plasma. Es trat nun bei meinen Kulturen in den *Chilomonas* besonders dann auf, wenn längere Zeit kein Zusatz von frischem Wasser erfolgt war, so daß ich seine Zunahme in den Zellen, ebenso wie andere Anzeichen, Deformierung der Gestalt, unregelmäßige Lagerung der Körnerreihen des Schlundes usw. als Degenerationserscheinung aufgefaßt habe. Wurde dann frisches Wasser zugesetzt, so verschwanden die Volutinkörper zum größten Teil und es trat lebhafte Vermehrung ein. Dies erkläre ich mir dadurch, daß beim ruhigen Stehenbleiben des alten Wassers aus dem Detritus am Boden eine Aufnahme von P-haltigen

Eiweißstoffen seitens der Zelle erfolgt und zwar bis zu einem gewissen Grade der Sättigung. Da der Kern nicht alles Volutin nun verarbeiten kann, so treten deutliche Anzeichen einer Degeneration auf. Wird frisches Wasser zugesetzt, so findet zunächst keine Zuführung und Neubildung von Volutin statt, sondern es wird allmählich resorbiert und seine Aufnahme im Kern ruft nun beschleunigte Vermehrung hervor. In gänzlich P-freien Kulturen müßte die Zelle absterben, ebenso wie bei Sauerstoffmangel. Auch daß gelegentlich kristalloide Einschlüsse unbekannter Natur in *Chilomonas* vorzukommen scheinen, möchte ich nicht unerwähnt lassen. —

Das Absterben der Zelle beim Eintrocknen und infolge Sauerstoffmangels unter dem Deckglas habe ich mehrfach beobachtet. Charakteristisch sind die dabei auftretenden rückwärts gerichteten zuckenden Bewegungen. Auch Ulehla führt derartige rückwärts gerichtete Bewegungen an und faßt sie mit Jennings als Schreck- und Fluchtreaktion auf. Häufig schwillt die kontraktile Vacuole im vorderen Körperteile stark an und es tritt Abrundung des ganzen Körpers ein. Mit einem plötzlichen Aufzucken schießt dann der Körper nach rückwärts, wobei er sich an irgendeinem äußeren Hindernis — schon abgestorbene Reste einer *Chilomonas* oder Oberflächenhaut des eintrocknenden Wassers — verletzt, da der Periplast sehr dünn wird. Dann erfolgt ein stoßweises Ergießen des Plasmas nach außen und die Körner des Schlundapparates und Amylonkörner geraten draußen sofort in die bekannte tanzende Bewegung. Manchmal kommen auch ganz verbreiterte Individuen vor, bei denen der Auflösungsprozeß sich sehr langsam vollzieht, ohne daß der Zerfall des Protoplasmas von irgendwelchen eruptiven Erscheinungen begleitet ist.

Chilomonas besitzt zwei ungleich lange Geißeln, deren Querschnitt sich nach Ulehla bandförmig herausgestellt hat. Die Geißeln können ein „kurzes Endstück“ besitzen. Der Geißelansatz befindet sich im oberen ventralen Teile des Schlundes in einem Diplosom (Fig. 2, 14, 17). Daß frühere Autoren nur ein Basalkorn angeben, kann darauf beruhen, daß das eine bei der gewöhnlichen Seitenansicht über dem anderen liegt. Ich habe jedenfalls häufig zwei Basalkörner oder besser ein zusammenhängendes Diplosom gesehen. Von diesem Basalkornapparat k a n n sich den Schlund entlang eine Rhizofibrille bis zum Kern ziehen (Fig. 14). Dieser Rhizoplast braucht nicht immer erhalten zu sein und ist auch meistens nicht zu sehen. Darauf beruht wohl auch die negative Angabe Dangeard's. Jedenfalls ist von einer Täuschung Prowazek's, wie er angibt, keine

Rede, wenn auch ich nicht bestätigen konnte, daß die Rhizofibrille vom Kern noch bis zum Hinterende läuft und dort in einem minutiösen Korn endigt. Im Einklang damit stehen auch die Beobachtungen von AWERINZEW, HARTMANN und CHAGAS, ULEHLA. — Bei der Teilung von *Chilomonas* teilt sich der Basalapparat und aus dem neuen Diplosom gehen die beiden neuen Geißeln hervor, die bereits auf frühzeitigen Stadien wohl ausgebildet sein können (Fig. 31 u. 32). Das meinte vielleicht ULEHLA, wenn er sagt „die Geißeln regenerieren sich bei dem einen Tochterindividuum, das andere behält die alten". Die Angaben DANGEARD's betreffs der Geißelneubildung — die Geißeln sollen mit den verlängerten Tochterkernen in Berührung stehen — sind falsch und entbehren der Begründung. Zwar erstreckt sich die Kernverlängerung bis in die Gegend des Basalkornapparates, aber es tritt jedenfalls kein Konnex mit diesem ein (Fig. 22). Allerdings kann man nur in wenigen Fällen (Fig. 32) die Teilung des Basalkornapparates deutlich verfolgen, was seinen Grund in färberischen Schwierigkeiten hat. Aber schon aus theoretischen Gründen, die bei allen Flagellatengruppen ihre Bestätigung erfahren haben, ist die Deutung DANGEARD's abzulehnen.

Bei der Lebensweise ist kurz der heterotrophen Ernährung Erwähnung zu tun. Der Schlund steht außer Funktion. *Chilomonas* und die übrigen Cryptomonaden stammen wahrscheinlich von Formen ab, die sich animalisch ernährt haben, worauf eben auch die Anlage des Schlundes deutet. In *Cyathomonas* hätten wir nach ULEHLA eine Übergangsform mit animalischer Ernährung, sei es primären, sei es sekundären Ursprungs.

Die Fortpflanzung geschieht durch Zweiteilung. Sexualität wurde noch nicht beobachtet in den beiden Gruppen der Cryptomonaden und Chrysomonaden und auch bei den Euglenoiden nur teilweise mit Sicherheit (*Copromonas*, DOBELL 1908, BERLINER 1909), unsicher dagegen bei *Euglena* (HAASE 1910). Wenn DANGEARD die Cryptomonaden als „espèces encores dépourvues probablement de sexualité" bezeichnet, so bleibt es noch abzuwarten, ob nicht doch Sexualitätsphänomene gefunden werden, vielleicht in Gestalt einer Autogamie in den Cysten. Trotz monatelanger Beobachtung meiner Kultur ist es mir bisher nicht gelungen, Copulation zu beobachten.

Die Cysten sollen nach DANGEARD auftreten bei mäßiger Feuchtigkeit und vielleicht auch bei Differenzen des Mediums. Bei der Encystierung verschwinden die Geißeln und der Schlundapparat und die Individuen teilen sich innerhalb einer gelatinösen Masse und bilden eine sog. palmelloide Kolonie. Dann tritt die eigentliche

Encystierung ein. Da ich bisher über zu wenig persönliche Beobachtungen in dieser Hinsicht verfüge, so muß ich diesen Punkt weiteren vielleicht von Erfolg gekrönten Beobachtungen überlassen. — Nicht unerwähnt sollen noch einige biologische Erscheinungen bleiben. In den Kulturen, die neben den Chilomonaden verschiedene Infusorien (*Coleps*, *Lionotus*, *Glaucoma*, *Chilodon*, *Vorticella*) enthielten — siehe auch weiter vorn —, traten zuletzt sehr zahlreich kleine Flagellaten von ca. 10 μ Länge auf, die auf den ersten Blick für Diminutivformen von *Chilomonas* hätten gehalten werden können. Sie besitzen einen seitlichen Schlund, 2 Geißeln, deutliche Amyloidkörner im Plasma und einen im Vorderende gelegenen Caryosomkern mit schwach entwickeltem Außenkern (siehe Textfig.). Der Körper ist längsgestreckt. Wie die genaue Beobachtung indessen lehrte, sind diese Formen sehr metabol, die eine Geißel ist als Schleppgeißel anzusehen und die Amyloidkörner sind gefressen worden. Daher betrachte ich sie als echte[1]) Bodonen, die mit besonderer Vorliebe die Chilomonaden und die *Coleps*-Individuen aussaugen, sobald ein Individuum durch Verletzungen irgendwelcher Art dem Untergang geweiht ist. Derartige Leichen oder schwer verletzte Formen werden von diesen Bodonen umschwärmt und sie bohren sich beispielsweise in die Chilomonaden hinein, wobei man deutlich die Aufnahme der Amyloidkörper durch den Schlund und ihre weitere Verlagerung in das hintere Körperende beobachten kann. In den größeren *Coleps*-Leichen befanden sich des öfteren diese halbparasitischen Flagellaten in größerer Zahl. Nach erfolgter Sättigung trat Rückziehung des Schlundes, Vorstreckung der dicht am Körper nach hinten zu gelagerten Geißeln und Längsstreckung des ganzen Körpers ein. Dann schwammen diese Bodonen in lebhafter Bewegung davon.

Textfigur.
Mit Oc. 18 gezeichnet. Echte *Bodo*-Form ohne Blepharoplast.

[1]) Es kommen also im Süßwasser echte *Bodo*-Formen ohne Blepharoplast vor, und die Ansicht von Alexeieff (1910), es handle sich bei den beiden Arten des Genus *Prowazekia*, nämlich *Pr. cruzi* Hartmann u. Chagas und *Pr. parva* Nägler (1910), um Angehörige der Gattung *Bodo*, ist irrig. Vielmehr existieren sowohl Formen ohne als auch mit Blepharoplast. Letztere gehören zum Genus *Prowazekia*.

Der Kern von *Chilomonas* liegt nicht, wie ULEHLA (1911) angibt, zentral, sondern in der hinteren Körperhälfte. Erst zu Beginn der Teilung rückt er weiter nach vorn und im weiteren Verlauf der Teilung vollzieht sich die Auflösung nach dem vorderen Ende hin.

Nach den Angaben aller Autoren ist der Kern ein typischer Caryosomkern mit stark entwickeltem Außenchromatin und mehr oder weniger deutlich entwickelter Kernmembran (Fig. 1 und 2).

Die irrigen Angaben von AWERINZEW (1906) beruhen darauf, daß die Wabenwände des Plasmas hart an die Kernmembran stoßen und daß infolge der Strukturspannung der Kern in sternförmige Zipfel ausgezogen sein kann. Infolge schlechter Fixierung kann letzteres besonders auffallend zutage treten, wie HARTMANN und CHAGAS (1910) angeben. Jedenfalls ist die angebliche Chromidialzone von AWERINZEW nicht vorhanden, wie auch ULEHLA bestätigt. Der Kern erinnert in der Ruhe an einen typischen *Euglena*-Kern.

DANGEARD bezeichnet das Caryosom als Nucleolus und scheinbar spricht der weitere Verlauf der Caryokinese dafür, da es sich vollkommen auflöst. Andererseits enthält es, wie bereits HARTMANN und CHAGAS angeben und wie ich bestätigen konnte, ein centriolartiges Gebilde (Fig. 1), wovon ich auch ein eventuelles intracaryosomales Teilungsstadium abbilden kann (Fig. 8). Da ich hierüber kein abschließendes Urteil fällen möchte betreffs des Vorhandenseins oder Nichtvorhandenseins eines Centriols bei *Chilomonas*, so verweise ich auf die weiter zu beschreibenden Befunde. Wir wollen doch vorderhand von einem Caryosom sprechen, wenn auch ein bisher nicht bekannter Typus vorliegt.

Die einzigen bisher von PROWAZEK (1903)[1]) und HARTMANN und CHAGAS (1910) beschriebenen und abgebildeten Kernteilungsbilder weisen ein bereits geteiltes Caryosom auf, und zwar liegen beide Teilungsstücke in der Längsrichtung des Flagellaten. Schon diese Tatsache ist an und für sich merkwürdig genug und gab auch mir Veranlassung, über den Beginn der Kernteilung eingehende Studien zu machen, da auch ich dieses Stadium nicht allzu selten gefunden habe (Fig. 10—12). DANGEARD erwähnt hiervon nichts.

---

[1]) In einer Arbeit über die Protozoenfauna Brasiliens bildet PROWAZEK (1910) noch gelegentlich drei Stadien der Teilung des Caryosoms im Kern ab. Das Caryosom selbst soll ein Centriol in Diploform enthalten. Daß dies nicht die normale Kernteilung ist, geht aus meinen Untersuchungen hervor. Über das abgebildete Centriol läßt sich mit Sicherheit nichts aussagen; hier ist jedenfalls äußerste Vorsicht geboten.

Das Caryosom erscheint gewöhnlich bei starker Eisenhämatoxylinfärbung durchaus homogen (Fig. 2). Bei stärkerer Differenzierung erscheint es bröckelig und enthält am Rande mehrere deutliche chromatische Körner (Fig. 1). Ja es erweckt in Fig. 13 den Anschein, als ob es in 4 größere chromatische Brocken zerfällt und in den weiteren Fig. 14, 15 und 17 tritt dieser Zerfall deutlich zutage. Wenn nun auch Dangeard richtig den allgemeinen Verlauf der Kernteilung verfolgt hat, so versagt er doch bereits an dieser Stelle, da er kein Übergangsstadium mit Kernzerfall abbildet, nur die vorgeschrittenen Längsstreckungsstadien des bereits aufgelösten Caryosoms. Aus seinen Figuren geht nur eine allmähliche Abnahme des Caryosoms hervor. Ferner beschreibt er anormale Ringbildungen, die ja häufig bei Amöben beobachtet worden sind.

Direkt falsch ist seine Vermutung bezüglich eines Zusammenhanges der Kernverlängerung mit dem Basalkorn und der Geißelentstehung. Er behauptet, daß dies der einzige Moment im Leben des Individuums ist, wo man eine direkte Beziehung zwischen dem Lokomotionssystem und dem Kernsystem sehen kann.

Dem gegenüber ist festzustellen, daß die neuen Geißeln aus dem durch Teilung entstandenen Basalkorn hervorgehen (Fig. 32) und daß das Basalkorn mit dem Kern durch eine Fibrille, den Rhizoplasten (Fig. 14), verbunden sein kann. Der Rhizoplast braucht nicht immer vorhanden zu sein, er ist ein unwesentlicher Bestandteil der Zelle, wie aus den Arbeiten von Whitemore (1911) über Mastigamöben und von Jollos (1911) über *Monocercomonas* hervorgeht. Aber sein häufiges Vorhandensein beweist uns deutlich den Zusammenhang des Kernes mit dem Lokomotionssystem. Daß der aufgelöste Kern sich bis zur Gegend des Basalkornapparates erstreckt, geht auch aus meinen Untersuchungen hervor. Oft sind hierbei die Basalkörner nicht mehr deutlich von den chromatischen Körnern des aufgelösten Kernes zu unterscheiden. Aber auf verschiedenen Stadien (Fig. 14, 22, 32) wurde deutlich der Ansatz der Geißeln in einem gut erkennbaren Diplosom nachgewiesen und die Unabhängigkeit auch des Körnerapparates des Schlundes vom Kern auf diesem Stadium geht deutlich aus der Fig. 22 hervor.

Die Kernsaftzone ist auf den Anfangsstadien der Kernteilung mehr oder weniger mit chromatischen Granulis angefüllt, die zum Teil durch Caryosomfragmentation entsehen (Fig. 14—16). Was die in Fig. 10—12 abgebildeten Stadien betrifft, so könnte man an einen beschleunigten Kernteilungsmodus denken, wie er bei Amöben vorkommt. Allein der Verlauf der Caryokinese lehrt deut-

lich, daß der Fragmentationsprozeß (Fig. 14, 15, 17 usw.) auf diesen Stadien das Normale ist und daß vielleicht ausnahmsweise dem Kernzerfall eine Zweiteilung des Caryosoms vorhergehen kann. Auch heteropole Kerndurchschnürungen gelangten häufig zur Beobachtung. (Fig 6 und 9). Hierüber im Zusammenhang mit der Frage nach der Natur der sog. Entosome weiter unten!

Eigenartig ist das in Fig. 16 abgebildete Stadium. Es gewinnt fast den Anschein, als ob bereits die Tochterplatten getrennt sind und jede aus mehreren chromatischen Körnern besteht. Da jedoch gewöhnlich die Äquatorialplatte und die Tochterplatten viel länger sind, so glaube ich eher, daß wir es hier noch mit einem Auflösungsprozeß zu tun haben. Das Caryosom zerfällt und die Zerfallsprodukte liegen reihenförmig angeordnet, was immerhin sehr auffällig ist. Es kann ferner die Möglichkeit bestehen, daß es nicht immer zu einer vollkommenen Auflösung des Kernmaterials kommt, sondern daß bestimmte Kernanteile, sagen wir Chromiolen, erhalten bleiben, die sich teilen und später die Tochterplatten zusammensetzen.

Die Fig. 18—21 lassen nun sehr deutlich die Längsstreckung des Kernes und das Kleinerwerden des Caryosomes erkennen, bis zur Reduktion auf ein stark färbbares größeres Korn, das eventuell die Funktionen eines Centriols hat und auch doppelt auftreten kann (Fig. 20—22, 25 u. 26). Darüber weiter unten mehr. In den Fig. 22 u. 23 haben wir ein Stadium der vollendeten Auflösung vor uns, das DANGEARD vielfach abbildet. Er äußert sich darüber folgendermaßen: „A ce stade, les granules chromatiques, qui sont très distincts, se disposent en une plaque; cette plaque est plus large en bas où elle forme le pied de la botte; elle est étroite vers le haut; cette plaque est formée par une seule épaisseur de granules". Diese Differenzierung schreitet fort bis zu einer „contour parfois presque quadrangulaire". Derartig verbreiterte Stadien sind kaum normal, sondern beruhen auf schlechter Fixierung, wie ich mich des öftern überzeugt habe. Auch starke Überfärbung kann zu solchen Bildern Veranlassung geben.

Auf dem Äquatorialplattenstadium, deren DANGEARD mehrere abbildet, ist vielfach nur ein langer dunkler Strich in der Mitte zu erkennen (Fig. 24—27), umgeben von chromatinhaltigem Plasma, das fädige Differenzierung erkennen läßt, die besonders deutlich zwischen den Tochterplatten hervortritt. Bei fortschreitender Differenzierung löst sich der dunkle Strich in eine größere Anzahl chromatischer Körner auf, die DANGEARD als Chromosomen bezeichnet. Und er äußert sich hierzu: „La question se pose de savoir si l'on

doit assimiler ces granules à des chromomères ou à de veritables chromosomes: il n'est pas facile de se prononcer. Nous pensons cependant que pour la commodité du langage, il est préférable d'employer l'expression de chromosomes". Dem gegenüber möchte ich betonen, daß ich in keinem Falle die sog. „Chromosomen" derartig deutlich voneinander getrennt gesehen habe, wie sie Dangeard wohl mehr schematisch in den Fig. 10 und 11 auf Tafel XXX abbildet. Die Äquatorialplatte, wie auch die beiden Tochterplatten sind vielmehr mehr oder weniger kompakt (Fig. 25—27 und 30—32) und bestehen aus nicht scharf voneinander zu trennenden Körnchen (Fig. 27 und 30), so daß ein deutliches Unterscheiden von Chromosomen überhaupt nicht möglich ist. Es gewinnt dem Anschein, als ob nach der Längsstreckung des Kernes, nach der Auflösung des Caryosoms und der Verschmelzung mit dem Außenchromatin eine Kondensation der chromatischen Substanz in der Mitte einsetzt, die zur Bildung einer Äquatorialplatte führt. Viel deutlicher läßt sich beispielsweise dieser Bildungsprozeß bei *Actinosphaerium* nach R. Hertwig (1898) verfolgen, auf den ich als Analogon hinweise. Ob es nun weiterhin erst zur Ausbildung differenter Körnchen kommt oder ob diese bereits präformiert in die Äquatorialplatte aufgehen, läßt sich mit Sicherheit nicht entscheiden. Wie die Fig. 16 und 27 lehren, besteht bereits eine Neigung der Chromatinkörner, sich in zwei Reihen anzuordnen. Andererseits zeigen die Fig. 24, 30 und 33, daß die Äquatorialplatte und die Tochterplatten aus ungeordnet nebeneinander liegenden Körnchen bestehen. Möglich ist es, wie Fig. 27 andeutet, daß es zu einer Teilung der einzelnen Chromatinbestandteile kommt. Auch Dangeard gibt eine „bipartition" der Granula an. In den Fig. 28—32 haben wir es mit den beiden Tochterplatten zu tun, die zum Teil deutlich regellos durcheinander liegende Granula erkennen lassen.

Aus alledem möchte ich dem Vorschlage von Dangeard, diese Granula mit dem Terminus technicus „Chromosomen" zu belegen, nicht Folge leisten, sondern ich glaube, daß wir hier besser von Chromiolen reden, d. h. von Bestandteilen einer Äquatorial- oder Tochterplatte, die nicht scharf voneinander getrennt sind und die jedenfalls keine derartige Individualität besitzen, wie die Chromosomen bei den Metazoen und wie andere derartige Gebilde auch bei den Protisten. Ich schließe mich hierbei auch den Ansichten M. Hartmann's (1910) an, der die Chromosomen bei Metazoen als Energiden eines polyenergiden Kernes betrachtet und derartige Granula, wie wir sie bei dem zweifellos monoenergiden Kerne von

Chilomonas vorfinden, nicht damit indentifizieren möchte, sondern die ganze Äquatorial- oder Tochterplatte eines derartigen Kernes homolog einem einzigen Metazoenchromosom setzt. Wie letzteres sich aus Chromomeren zusammensetzt, so können wir hier von Chromiolen sprechen.

Da es unmöglich ist, diese einzelnen Chromiolen zu zählen, so können wir nicht ohne weiteres behaupten, wie DANGEARD es tut, daß die gleiche Menge Chromatin quantitativ auf die beiden Tochterkerne im Stadium dieser Teleomitose verteilt wird. Wir können höchstens aus der wohl gleichen Größe und Beschaffenheit der Tochterplatten schließen, daß es zu einer annähernd gleichen Verteilung der Chromatinmasse kommt (Fig. 29—32). Auch dieser Grund bestimmt mich dazu, mit der Verwendung des Wortes „Chromosomen" vorsichtiger umzugehen, da wir erst bei den Metazoen mit aller Deutlichkeit eine quantitative Verteilung dieser Komplexe nachweisen können, wobei immerhin auch hier die quantitative Bestimmbarkeit der Chromomeren versagt.

Was nun die Rekonstitution der Tochterkerne im Stadium der Metaphase anlangt, so gewinnen wir aus den Abbildungen DANGEARD's nur ein höchst unvollkommenes Bild davon. DANGEARD meint, daß sich dieser Vorgang in umgekehrtem Sinne vollzieht, wie die Auflösung des Kernes in der Prophase.

Im großen und ganzen muß es ja wohl so sein, damit „un caractère des mitoses ordinaires" gewahrt bleibt, allein in der Art und Weise dieses rückläufigen Prozesses bestehen doch erhebliche Differenzen mit dem Prozeß der Auflösung, so daß jener zur eingehenden Besprechung gelangen muß.

Zunächst sehen wir in Fig. 33, daß die unteren Enden der Tochterplatten größere Dicke aufweisen und mehr chromatische Substanz enthalten. Dies ist auffallend genug, da bei keiner bekannten Rekonstitution eines Tochterkernes eine derartige polare Verschiedenheit seiner Polplatte auftritt. Die ganze Tendenz der Rekonstitution läßt sich nun dahin erklären, daß es sich darum handelt das Caryosom wiederherzustellen. Es bilden sich größere oder kleinere Anhäufungen der chromatischen Substanz. Und zwar liegen die größeren Klumpen gewöhnlich am unteren Ende. Es zieht sich gewissermaßen die chromatische Substanz zurück und fließt allmählich wieder im Caryosom zusammen. Dieser Prozeß verläuft höchst unregelmäßig, wie die Fig. 34—39 zeigen. Die Chromiolen verschwinden und machen größeren Ansammlungen der Chromatinmasse Platz, bis aus 2 oder 3 größeren Brocken schließlich

das Caryosom neu entsteht. Diesen Neubildungsprozeß hat bereits Prowazek vermutet, wenn er angibt, es scheine das Caryosom aus mehreren „kugelförmigen Bildungen“ zu bestehen nach der Teilung. Schon während obiger Rekonstitution schnürt sich die Zelle zuerst von hinten her, dann langsamer auch von vorn her ein und es kommt schließlich zur Trennung der Tochtertiere, die zunächst noch immer einen im Rückbildungsprozeß befindlichen Kern haben, wie Dangeard richtig in seiner Fig. 21 auf Tafel XXXI abbildet und wie auch Fig. 39 zeigt. Die Tochtertiere sind klein und zeigen noch einen bröckeligen Kern. Der Schlundapparat ist auch noch nicht ganz in Ordnung. Ein Zelldurchschnürungsstadium ist in Fig. 39 abgebildet, wobei das eine Tochtertier um 90° gedreht ist. In vivo kann man dies häufig beobachten, bis endlich der dünne Plasmafaden reißt und die beiden Tochtertiere davonschwimmen. Derartige Tochtertiere mit noch nicht ganz rekonstituiertem Kern können auch die Fig. 3 und 4 darstellen. Allein es können auch Unregelmäßigkeiten des Kernbaues vorliegen, die ja gerade bei *Chilomonas* so überaus häufig sind. Beispielsweise ist auch in Fig. 5 das Caryosom nicht normal, was ich auf konzentrische Entfärbung zurückführe.

Nun zu der bei *Chilomonas* besonders schwer zu entscheidenden Entosom- und Centriolfrage!

Wie bereits Prowazek (1903) angibt, hat er im Außenkern ein stark färbbares kleines Korn, ein sog. Entosom beobachtet, dem er centrosomale Funktionen zuschreiben möchte, ähnlich wie bei *Polytoma*. Hartmann und Chagas (1910) haben von dem Entosom nichts gesehen, auch Dangeard (1910) schweigt sich darüber aus.

Wiederum kann ich den Befund Prowazek's bestätigen. Auf nicht gerade allzu häufigen Stadien sieht man dieses Korn, das Entosom.

Je nach der Art seiner Abschnürung und seiner Lage im Außenkern möchte ich nun annehmen, daß es sich dabei um Gebilde verschiedener Herkunft und verschiedener Funktion handelt.

Einmal vermittelt das sog. Entosom, wenn es nach oben zu abgeschnürt wird (Fig. 5 und 6), wobei es sich eventuell auch noch teilen kann, den Zusammenhang mit den Körnern des Schlundapparates, wie ich bereits oben ausgeführt habe. Ferner wird es wohl manchmal nur ein in den Außenkern übergetretenes chromatisches Korn (Nucleolus) sein, das vielleicht zur Auflösung des Caryosomes mit beiträgt.

Endlich könnte es auch in Beziehung stehen zu jenen polaren größeren Körnern auf verschiedenen Teilungsstadien (Fig. 20—22,

25, 26, 30), die eventuell als Centriole zu deuten wären. Wir hätten es dann, ganz kurz gesagt, mit einer heteropolaren Abschnürung des Centriols vom Caryosom und mit seiner Teilung im Außenkern zu tun, wobei diese Tochtercentriole das Punctum fixum der Konzentration und Rekonstitution des Tochterkernes vorstellen. Andererseits spricht Fig. 8 für eine intracaryosomale Centriolteilung und auch in den Fig. 21 und 22 scheinen diese Körner, wenn nicht noch im Caryosom, so doch am Rande zu liegen. Jedenfalls ist eine Entscheidung hier sehr schwer zu treffen, da einmal das Objekt für die Lebendbeobachtung zu ungünstig ist und man mit der Deutung derartiger Körner als Centriole sehr vorsichtig sein muß. Die in Fig. 25 und 26 abgebildeten Stadien mit den polaren Körnern habe ich relativ häufig gesehen. Auf anderen denen entsprechenden Stadien war nichts davon zu bemerken.

Aus alledem möchte ich nun den Schluß ziehen, daß wir uns de facto bei *Chilomonas* begnügen müssen, die Centriolfrage unentschieden zu lassen, aber immerhin das z. B. noch in Fig. 38 auffallende Vorhandensein der fraglichen Gebilde zu betonen. Möge die Zukunft hier weitere Aufklärung schaffen!

Überblicken wir noch einmal den ganzen Verlauf der Kernteilung bei *Chilomonas*, so fällt uns auf, daß der Teilungsprozeß zunächst von hinten nach vorn oder vertikal einsetzt, bis nach Bildung der Äquatorialplatte die Teilung quer erfolgt, in der bei Flagellaten typischen Weise. Auffallend ist ferner die Auflösung des Binnenkörpers (nach einer eventuellen intra- oder extracaryosomalen Centriolteilung) und die mitotische Anordnung der Äquatorialplatten mit den polaren entosomalen Körnern, schließlich der einseitig verlaufende Rekonstitutionsprozeß des Binnenkörpers. Da eine derartige Kernteilung bisher bei keinem anderen Protisten beschrieben worden ist, so haben wir es zweifelsohne mit einem interessanten neuartigen Typus zu tun. Es erübrigt sich für uns also, eine Einordnung dieses abweichenden Typus in die bekannten Kategorien zu versuchen, wobei wir entweder diesen Typus von anderen ableiten können oder es mit einem isoliert dastehenden Falle zu tun haben.

Letzteres scheint nun nicht der Fall zu sein. Denn schon DANGEARD (1910) gibt an, daß die Kernteilung bei zwei untersuchten Arten von *Cryptomonas* (bei *Cr. ovata* und sp.) in ähnlicher Weise verläuft. Auch hier teilt sich der Kern „suivant le mode direct et suivant le mode indirect".

In den „Flagellatenstudien“ haben nun Hartmann und Chagas (1910) drei Kerntypen aufgestellt und rechnen *Chilomonas* „zu dem einfachsten bisher bekannten Fall dieses — des zweiten — Kerntypus“. Dieser Typus wird repräsentiert durch Kerne mit einem dauernden Außenkern, der auch generatives Material enthält, und einem Caryosom, das allein die lokomotorische Kernkomponente darstellt.

Die Gattung *Cyathomonas* bildet einen Übergang vom ersten reinen Caryosomtypus zu dem zweiten Typus, der am deutlichsten bei den Euglenoideen zu erkennen ist. Da Hartmann und Chagas die Kernteilung von *Chilomonas* nicht kannten, so haben sie irrtümlicherweise *Chilomonas* hier untergebracht. Allein das Caryosom kann gar nicht die lokomotorische Kernkomponente darstellen, da es aufgelöst wird. Schon Prowazek (1903) hatte vermutungsweise die Ansicht ausgesprochen, daß wir es bei *Chilomonas* nicht mit einem centrosomalen Binnenkörper zu tun haben und daß die Kernteilung wohl nicht mit der bei den Euglenoideen zu vergleichen ist. Ob seine Ansicht zutrifft oder nicht, muß unentschieden bleiben.

Einen analogen Fall der Auflösung des „Amphinucleolus“ finden wir bei *Trichosphaerium sieboldi* nach Schaudinn (1903), wenn auch die Kernteilung dann anders verläuft. Ferner hat Hartmann (1911) mehrere ähnliche Kerntypen unter der Bezeichnung „Pseudocaryosomkerne“ zusammengefaßt, von deren „ursprünglich echtem Caryosom sich das generative Element, das Centriol, durch Knospung abgeschnürt hat, während der große zurückgebliebene Rest ein rein trophischer Nucleolus ist“. Hierher gehören z. B. die Kerne von Coccidien nach Moroff (1906), von *Myxobolus pfeifferi* nach Keysselitz (1908), von Haemogregarinen nach Reichenow (1910) und nach Hartmann und Chagas (1910) und ferner von *Prowazekia asiatica* nach Whitmore (1911). Außerdem kommt noch in Betracht die Mehrzahl der Phytoflagellaten — Algen — und Pilzkerne (siehe Hartmann (1911) p. 15 u. a. bei *Phycomyces nitens*).

Fast übereinstimmend mit dem Typus der Pseudocaryosomkerne ist der von Hartmann und Chagas in der Flagellatenarbeit aufgestellte dritte Kerntypus. Bei der Kernteilung wird das Caryosom vollkommen aufgelöst. Es entsteht gewöhnlich eine achromatische Spindel mit Centriolen an den Polen und an der Bildung der Äquatorialplatte tragen „Außenkern und Caryosommaterial in gleicher Weise bei“. Hierher müssen wir nun wohl auch den bei *Chilomonas* vorgefundenen Kerntypus rechnen. Die Centriolen — wenn die

fraglichen Gebilde als solche hier zu deuten sind — spielen nur eine untergeordnete Rolle, sie scheinen nur im Verlauf der Mitose das Punctum fixum anzugeben, auf das sich später die Tochterkerne konzentrieren, wobei eben die eigentümliche Rekonstitution des Caryosoms stattfindet.

Auch dieser Typus läßt sich phylogenetisch vom ersten bzw. zweiten ableiten. *Cyathomonas* stellt eine derartige Übergangsform dar, wobei noch manche Besonderheiten hinzukommen, wie besonders die Drehung der Tochterplatten. Daher kann man sie auch, wie ULEHLA es tut, zu den Cryptomonaden rechnen, wenn auch nicht als Ausgangspunkt der Cryptomonadenreihe, sondern als selbständig neben den anderen Formen entwickeltes Glied.

Chilomonas jedenfalls gehört zum dritten Typus und weist auch so charakteristische Besonderheiten auf, daß es von höchstem Interesse erscheint, die noch leider viel zu wenig untersuchten Kernteilungen aller hierher gehörigen Gruppen, der Cryptomonadinen und Phytoflagellaten nunmehr eingehend zu erforschen, da sicher hierbei für die phylogenetische Betrachtungsweise sowohl der betreffenden Organismen, wie auch des Verlaufes der Kernteilungen wichtige Resultate zu erwarten sind.

Und immermehr drängt sich uns die Einsicht auf, daß so verschieden auch die Kernteilungen bei den Protisten anfangs erscheinen, es doch möglich sein wird, sie alle zusammenzufassen und voneinander abzuleiten. Daß sich hierbei ein sehr interessanter Mechanismus der Zelle abspielt, ist klar, und wir können schon jetzt mit gutem Recht die phylogenetische Reihe nach bestimmten morphogenetischen Prinzipien ordnen, wenn uns auch die physikalisch-chemische Wirksamkeit hierbei vorderhand noch verborgen bleibt. Hoffen wir indes, daß die Forschung noch nicht bei der Morphogenese Halt zu machen braucht! Zunächst allerdings bedarf es immer noch des eindringendsten Studiums der rein cytologischen Probleme, erst dann kann die experimentelle Forschung einsetzen, um durch Abänderungs- und Variationsversuche die energetischen Gesetze des Mechanismus zu erkennen, der in der physikalischen Chemie der Zelle seinen letzten Grund finden wird.

Literaturverzeichnis.

Alexeieff, A. (1910): Sur quelques points de la structure des „Binucléates" de Hartmann. C. R. Soc. Biol. T. 69.

Awerinzew, S. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. Zool. Anz. Bd. 31.

Berliner, E. (1909): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Bütschli, O. (1878): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30.

Dangeard, P. A. (1910): Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Le Botaniste, 11. Sér.

Dobell, C. C. (1908): The structure and life-history of Copromonas subtilis n. g. n. sp.: a contribution to our knowledge of the Flagellata. Q. Journ. Micr. Sci. Vol. 52.

Fisch, C. (1885): Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

Haase, G. (1910): Studien über Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Hartmann, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena (G. Fischer).

Hartmann, M. u. Chagas, C. (1910): Flagellatenstudien. Mem. Inst. Osw. Cruz, Rio de Janeiro-Manguinhos T. II.

Hertwig, R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. Akad. Wiss. München Bd. 19.

Jollos, V. (1911): Studien über parasitische Flagellaten. I. Monocercomonas cetoniae n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.

Keysselitz, G. (1908): Die Entwicklung von Myxobolus Pfeifferi. I. u. II. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Moroff, Th. (1906): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

— (1910): Prowazekia parva n. sp., eine weitere freilebende Binucleatenform. Arch. f. Protistenk. Bd. 21.

— (1911): Caryosom und Centriol beim Teilungsvorgang von Chilodon uncinatus. Arch. f. Protistenk. Bd. 24.

— (1911a): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. Amoeba hartmanni. Anhang: Zur Centriolfrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Prowazek, S. v. (1903): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

— (1907): Bemerkungen zu dem Aufsatz „Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten" von Awerinzew. Zool. Anz. Bd. XXXI. Ibid. Bd. XXXII.

— (1910): Beitrag zur Kenntnis der Protozoenfauna Brasiliens. Mem. Inst. Osw. Cruz, Rio de Janeiro, T. II fasc. II.

REICHENOW, E. (1909): Untersuchungen an Haematococcus pluvialis, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 33.

— (1910): Haemogregarina Stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

SCHAUDINN, F. (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung der Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 29.

ULEHLA, V. (1911): Die Stellung der Gattung Cyathomonas From. im System der Flagellaten. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. XXIX.

WHITEMORE, E. (1911): Prowazekia asiatica. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind bei ZEISS Imm. 0,2 mm und den Comp.-Oc. 8 oder 12 mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen. Die Figuren sind nach mit Sublimatalkohol oder FLEMMING'scher Flüssigkeit fixierten und mit Eisenhämatoxylin oder Hämatoxylin nach DELAFIELD gefärbten Deckglaspräparaten gezeichnet.

Tafel 12 u. 13.

Fig. 1—39. *Chilomonas paramaecium.*

Tafel 12.

Fig. 1 u. 2. Normale Individuen.

Fig. 1. Caryosom mit Innenkorn und randständigen Chromatinbrocken.

Fig. 2. Überfärbtes Caryosom, Schlundapparat gut erkennbar.

Fig. 3. Wahrscheinlich durch Zweiteilung entstandenes Tochtertier mit mehreren größeren Chromatinbrocken im Kern.

Fig. 4. Vielleicht dasselbe mit unregelmäßiger Anordnung der Chromatinbestandteile.

Fig. 5. Caryosom mit unregelmäßiger Chromatinanhäufung im Zentrum, wohl durch konzentrische Entfärbung entstanden; Entosom im Außenkern, in Verbindung mit dem Schlundapparat; ferner Volutinkörper im Plasma.

Fig. 6. Heteropole Abschnürung eines Chromatinbrockens vom Caryosom und Beziehungen dieser sog. Entosome zum Schlundapparat.

Fig. 7. Individuum mit unregelmäßiger Lagerung der Körnerreihen des Schlundapparates und mit Volutinkörpern.

Fig. 8. Eventuelle intracaryosomale Centriolteilung.

Fig. 9. Vgl. Fig. 6. Heteropole Abschnürung eines Chromatinbrockens vom Caryosom nach unten zu.

Fig. 10—15. Fragmentationsstadien, die mit der eigentlichen Kernteilung wohl in losem Zusammenhange stehen, und von denen einige höchstens als vorbereitende Stadien anzusehen sind.

Fig. 10—12. Zweiteilung des Caryosoms.

Fig. 11. Unregelmäßig geformtes Individuum, das sich im Degenerationszustand befindet mit zahlreichen Volutinkörpern.

Fig. 13. Unregelmäßige Anordnung der Chromatinbrocken im Caryosom.

Fig. 14 u. 15. Caryosomzerfall; in Fig. 14 ist der Rhizoplast zu erkennen, der vom Diplosom zum Kern zieht.

Fig. 15. Eigenartiges Stadium der Kernauflösung mit reihenweise angeordneten Chromatinbrocken.

Fig. 17—39. Verlauf der Kernteilung.

Fig. 17—23. Stadien des Prophase. Auflösen und Kleinerwerden des Binnenkörpers oder Caryosoms und Längsstreckung des ganzen Kernes nach vorn hin. Vermischung des Außenchromatins mit dem Caryosommaterial.

Fig. 20. Vom Caryosom ist nur noch ein kleines Korn zurückgeblieben, das eventuell in den späteren Stadien am unteren Ende heraustritt und die Funktionen eines extracaryosomalen Centriols übernimmt.

Fig. 21. Im gestreckten Kern sind zwei größere stark gefärbte Körner zu erkennen, die vielleicht ein bereits geteiltes Centriol darstellen.

Fig. 22. Vgl. Fig. 21. Die Körner liegen am unteren Ende des gestreckten Kernes, der hier deutlich bei der Teilung keinen Zusammenhang mit den Körnern des Schlundapparates zeigt. Auch der Basalkornapparat ist isoliert.

Fig. 23—27. Ausbildung der Äquatorialplatte, charakterisiert durch das Dichterwerden des Kernes in der Mitte. Keine Chromosomen, sondern höchstens sog. Chromiolen, vgl. Fig. 27.

Fig. 25 u. 26. Das oder die beiden fraglichen Körner am unteren Ende des Kernes.

Fig. 27. Teilung der Äquatorialplatte.

Fig. 28—32. Tochterplattenstadien.

Fig. 28. Unregelmäßige Ausbildung der Tochterplatten.

Tafel 13.

Fig. 29. Stadium der Tochterplatten; diese Zeichnung wurde mir von Herrn Prof. Hartmann in liebenswürdiger Weise überlassen.

Fig. 30. Die Tochterplatten mit unregelmäßigen Chromatinkörnern; ferner sehr deutlich die beiden größeren stark gefärbten Körner (Centriole?).

Fig. 31 u. 32. Häufige Ausbildung der Tochterplattenstadien.

Fig. 32. Teilung des Basalkornapparates und Neuentstehung der Geißeln.

Fig. 33—39. Rekonstitution des Caryosoms in der Metaphase.

Fig. 33 u. 34. Polare Anhäufung der Chromatinbestandteile.

Fig. 35 u. 36. Beginn der Zelleinschnürung; die Tochterkerne besitzen mehrere größere Chromatinbrocken.

Fig. 37 u. 38. Fast beendete Rekonstitution der Tochterkerne.

Fig. 39. Endstadium der Zelldurchschnürung. Das rechte Tochterindividuum ist um 90° gedreht. Der Rekonstitutionsprozeß der Tochterkerne geht seinem Ende zu.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Biologische und experimentelle Untersuchungen an *Amoeba proteus.*

Von
Dr. **Karl Gruber.**

(Hierzu 10 Textfiguren.)

Dem Forscher, der zur Lösung zellbiologischer Fragen sein Material aus dem Tierreich, vor allem aus der Welt der Protozoen wählt, bieten sich in der Hauptsache zwei Möglichkeiten zur Verwertung seines Materials. Einmal kann er bestimmte Erscheinungsgruppen an beliebig viel verschiedenen Tierarten untersuchen und aus der Zusammenfassung der Einzelresultate an verschiedenen Objekten ein Allgemeingesetz herauszuschälen suchen, ebenso wie der vergleichende Anatom aus einzelnen Befunden an den verschiedensten Arten den Gesamtbauplan zu finden strebt. Andererseits aber kann er an einer Art die verschiedensten physiologischen Erscheinungen untersuchen und für eine Art ein mehr oder minder vollständiges Lebensbild entwerfen. Wenn ich in meinen Untersuchungen dem zweiten Weg gefolgt bin, so geschah das einmal, weil die *Amoeba proteus* für eine Reihe von Untersuchungen und Experimente ein glänzendes Objekt darstellt, an dem sich die verschiedensten Lebensäußerungen auf das beste beobachten lassen. Zweitens aber liefert die genaue Kenntnis der mannigfachsten physiologischen Erscheinungen einer und derselben Art sehr oft da und dort den Schlüssel zu Erklärungen von bestimmten Einzelerscheinungen — wie Ernährung, Bewegung, Excretion usw. usw. —, die, für sich allein untersucht, der Deutung große Schwierigkeiten bereiten. Wenn ich nun auch bestrebt war, möglichst viele Funktionen der

A. proteus nach den verschiedensten Richtungen hin zu studieren, so genügen diese Untersuchungen doch nicht den Forderungen, die man an eine Monographie stellen müßte. Eine der Hauptbedingungen der Monographie ist möglichste Vollständigkeit. Diese jedoch an einem Objekt zu erreichen, das wie hier die *A. proteus* in der Hauptsache zu physiologischen Untersuchungen dient, ist kaum möglich, denn mit den Fortschritten der Wissenschaft, vor allem der experimentellen Biologie, haben sich so viele Methoden der Untersuchung und Zellbeeinflussung herausgebildet, daß eine möglichst lückenlose Durchführung dieser einzelnen Methoden an dem einen Objekt enorm zeitraubend und durchaus nicht lohnend wäre. In den vorliegenden Untersuchungen kam es mir hauptsächlich darauf an, die einzelnen verschiedenen Lebensäußerungen der *A. proteus* durch Vergleich der Beobachtungen zu verbinden und, wo nötig, durch Experimente zu erklären, andererseits aber die Befunde früherer Autoren an anderen Amöben oder fernerstehenden Protisten an meinem Objekt zu prüfen. Vor allem aber lag mir daran, an Hand der operativen Methode die Funktionen des kernlosen Plasmas auf breiter Basis wieder einmal zu untersuchen und andererseits mit eben derselben Methode der viel umstrittenen Frage der Wechselbeziehung von Kern und Protoplasma näher zu treten. Mein Untersuchungsobjekt, die *A. proteus*, hat schon seit längerer Zeit eine Reihe von Forschern immer wieder als Material ihrer Studien gedient. Ich werde auf die einschlägige Literatur jeweils bei der Besprechung der einzelnen Arten der Lebensäußerung der Amöbe eingehen, da ja die vorliegende Arbeit keine fortlaufende Untersuchung zur Grundlage hat, sondern eine Summe von Einzelbeobachtungen darstellt, die nach Möglichkeit in gegenseitige organische Beziehung gebracht werden sollen.

Material und Methoden.

Als Material diente mir, wie erwähnt, die *Amoeba proteus*. Ich erhielt sie aus Tümpeln in der Umgebung von München und züchtete sie in Uhrglaskulturen. Wenn ich hier einen guten Rat einflechten darf, so ist es der, bei der Fütterung der Amöbe recht sparsam mit dem Zusatz großer Nahrung zu sein. Am besten hielten sich die Kulturen in Uhrschälchen, die neben weichem, kalkarmen Wasser — ganz gut eignet sich abgestandenes Leitungswasser — pflanz-

lichen und tierischen Detritus, ferner lebende Algen enthielten, während als Nahrung kleine Infusorien, wie Coleps, Colpidium oder die verschiedensten Flagellaten zugesetzt wurden. Will man die Kulturen frisch erhalten, so ist es notwendig, bei Verwendung kleiner Uhrschälchen das Wasser alle 2—3 Tage, bei größeren Uhrschälchen alle 5—6 Tage zu erneuern. Noch vorteilhafter scheint mir zu sein, wenn man nicht das ganze Wasser erneuert, dafür aber täglich etwa $^1/_3$ oder $^1/_2$ des Kulturwassers absaugt und durch frischen Zusatz verbessert. Dadurch wird vermieden, daß der plötzliche Zusatz von vielleicht in der Zusammensetzung vom verbrauchten verschiedenen Wasser irgendeinen, unter Umständen nachteiligen Reiz auf die Amöben ausübt. Ist der größte Teil der Kulturtiere am Boden festgeheftet, so ist dies ein Zeichen, daß die Kultur in gutem Zustand sich befindet, daß das umgebende Medium (Wasser) die richtige Zusammensetzung hat, flottiert dagegen die Mehrzahl der Amöben oder findet sich sogar weitgehende Abkugelung der Individuen, so läßt dies auf eine Schädigung der Kultur schließen, die durch völlige Erneuerung des Wassers in den meisten Fällen behoben werden kann. Auf die Methoden, die bei den experimentellen Untersuchungen angewendet wurden, wird weiter unten hingewiesen werden.

Körperbau und Lebenserscheinungen.

Der Bau der im Durchschnitt 300—500 Mikromill. messenden *A. proteus* ist schon seit langem gut bekannt und richtig beschrieben, so daß ich hier nicht ausführlich darauf einzugehen brauche. Die zuerst von RÖSEL VON ROSENHOF beschriebene Amöbe gehört zu den größten Amöbenformen und zeichnet sich durch sehr wechselnde Gestalt aus. Neben fast kugeligen Individuen mit kleinen Pseudopodien kann man in der Kultur Formen finden, bei denen der Körper in eine Menge großer, fingerförmiger, oft außerordentlich lang ausgezogener Pseudopodien aufgelöst erscheint, daneben wieder zeigen sich lange und schmale, pseudopodienlose, wurmförmige Tiere oder aber am Boden festhaftende, zu einer dünnen Lamelle ausgebreitete Individuen mit massenhaft hellen Pseudopodien. Zwischen allen diesen einzelnen Formen finden sich Übergänge, während die Entstehung der einzelnen Formerscheinungen, wie wir weiter unten sehen werden, vom Zustand der Amöbe und der Beschaffenheit des

umgebenden Mediums abhängig ist. Auch das Plasma der Amöbe ist von wechselnder Dichte und Zähigkeit. Im allgemeinen zeigen in gutem Zustand befindliche und mit intakten Lebensfunktionen ausgestattete Individuen ein helles, flüssiges, leicht bewegliches Plasma, während sich in Exemplaren, die leicht geschädigt sind, sich in schlechtem Ernährungszustand oder in beginnender Degeneration befinden, die für *A. proteus* so typischen lichtbrechenden Körnchen dichtgedrängt vorfinden und dem Plasma ein dunkles Aussehen verleihen. Das Plasma selbst erscheint dann meist träg und zähflüssig. Die *A. proteus* enthält eine meist in der Einzahl vorhandene pulsierende Vacuole und bei reger Freßtätigkeit eine mehr oder minder große Anzahl mehr oder minder stark verdauter Nahrungsreste, teils noch in Nahrungsvacuolen, teils schon ganz von Plasma umschlossen. Der Kern findet sich beim normalen Tier fast stets in der Einzahl, sein Bau ist weiter unten näher beschrieben.

Die Bewegung der Amöben ist ein schon seit langer Zeit intensiv bearbeitetes Gebiet, es seien hier nur die Arbeiten von Berthold (1886), Bernstein (1905), Bütschli (1880), Dellinger (1907), Grosse-Allermann (1909), Hofer (1889), Jennings (1904), Jensen (1902), Kühne (1864), Quincke (1888), Rhumbler (1898/1905), Štolc (1910), Verworn (1889, 1892) erwähnt. Es würde weit über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen, wollte ich eine eingehende und zusammenfassende Untersuchung der verschiedenen Theorien der Amöbenbewegung und der ihnen zur Grundlage dienenden Beobachtungen unternehmen; ich werde mich darauf beschränken, die Erscheinungen, die an *A. proteus* beobachtet werden konnten, mit den Ergebnissen anderer Autoren zu vergleichen und zu versuchen, für abweichende oder auffallende Resultate eine Erklärung zu finden, oder an den Ergebnissen früherer Arbeiten Kritik zu üben.

Die *A. proteus* zeigt streng genommen nur eine Form der Fortbewegung, und zwar die des Kriechens. Hofer (1889) nimmt zwar neben der kriechenden, direkt einen Ortswechsel bewirkenden Bewegung noch eine indirekt wirkende, passive Bewegungsform an, bei der die frei flottierende Amöbe durch einen Wasserstrom ohne eigenes Zutun einen Ortswechsel vollziehen kann. Auch Rhumbler (1898) sieht neben der fließenden Bewegung noch eine rollende, bei der wie bei Hofer die Amöbe mit vielen ausgestreckten Pseudopodien frei im Wasser flottiert und sich dabei auf einzelne Pseudopodien aufstützt, infolge der Plasmaströmung bald den einen, bald den anderen Fortsatz stärker zur Ausbildung bringt und so durch Schwerpunktsverlagerung ein Rollen, ein Überkippen nach einer

Seite erzeugt, was einen kleinen Ortswechsel zur Folge hat. Wenn man auch bei *A. proteus* sehr häufig Gelegenheit hat, diese Erscheinung zu beobachten, so wird durch sie die Ortsveränderung eigentlich doch mehr durch Zufall bewirkt, ihre Bedeutung aber für die Vorwärtsbewegung ist dabei so gering, daß ich sie nicht als selbständige Bewegungsart bezeichnen kann. Dieselben beiden Formen unterscheidet auch ŠTOLC (1910), indem er das Kriechen, bei dem die Amöbe mit limaxartiger Gestalt am Boden adhäriert, als Gleichgewichts-, das Flottieren mit ausgestreckten Pseudopodien als Reizzustand bezeichnet, der bis zum völligen Reizzustand, zur Abkugelung führen kann. HOFER sieht in der zweiten, verästelten Form einen Atmungszustand der Amöbe, da bei ihr, der verästelten Form, die Oberfläche des Tieres außerordentlich vergrößert ist. Beide Benennungen, Atmungs- oder Reizzustand, haben ihre Berechtigung, wie folgende zwei Beobachtungen zeigen. Einmal kann man durch mechanischen oder chemischen Reiz eine kriechende *A. proteus* dazu bringen, sich von der Unterlage abzulösen und mit ausgestreckten Pseudopodien zu flottieren; dauert der Reiz längere Zeit, so kommt es zur Abkugelung. Andererseits läßt sich durch einfachen Versuch der Atmungszustand in den Bewegungszustand überführen. Häufig wird man bei Uhrschälchenkulturen, die man mehrere Stunden lang bedeckt hat stehen lassen, viele Amöben im sogenannten Atmungszustand vorfinden. Gibt man nun frisches Wasser zu oder läßt man eine Zeitlang durch Abheben des Deckels frische Luft zur Wasseroberfläche treten, so werden die meisten der in Atmungszustand befindlichen Amöben sich festsetzen und zu kriechen beginnen, da sie jetzt, anscheinend infolge Vermehrung des Sauerstoffgehaltes des Wassers mit geringerer Oberfläche schon den Gasaustausch, die Atmung vornehmen können.

Schon bei der Besprechung dieser beiden verschiedenen Formen sieht man, daß die äußere Erscheinung der *A. proteus* eine sehr wechselnde sein kann. Dies trifft nun auch auf die Individuen zu, die sich in Kriechbewegung befinden. Man findet da z. B. neben stark verzweigten Individuen und solchen, die breit ausfließend sich bewegen, Formen, die eine direkt wurmförmige Gestalt annehmen und behalten ohne seitliche Pseudopodien, so daß RHUMBLER (1905), der diese Formen auch beobachtete, etwas im Zweifel war, ob er sie zu *A. proteus* rechnen dürfe, sie dann aber als wahrscheinliche Wanderformen dieser Art bezeichnete (Fig. 1).

Im Gegensatz zu HOFER, der in dem Festhaften an der Unterlage mit das wesentlichste Erkennungszeichen für die kriechende

Bewegung sieht, und Rhumbler (1898), nach dessen Ansicht die Amöbe meist, vielleicht sogar immer auf der Unterlage haftet, konnte ich in meinen Kulturen gar nicht selten Amöben in typischer Kriechbewegung beobachten, die trotzdem nicht auf dem Boden festgehaftet waren, sondern leicht auf der Unterlage aufliegend im Wasser flottierten. Ob die von Rhumbler für die Amöbenbewegung postulierte Reibung auf der Unterlage bei dem leichten Aufliegen der nicht festhaftenden fließenden Tiere genügend vorhanden, ist zweifelhaft. Daß eine, im Vergleich zum Festhaften allerdings weit geringere Reibung an der Unterlage entsteht, oder sagen wir, daß die Amöbe. auch wenn sie nur leicht aufliegt, am Boden einen Widerstand findet, könnte man daraus schließen, daß die nicht festhaftenden fließenden Amöben ihre Vorwärtsbewegung weit langsamer bewerkstelligen als die festgeklebten. In den weitaus meisten Fällen allerdings heftet sich die *A. proteus* mittels einer klebrigen Substanz auf der Unterlage fest, und zwar meist so energisch, daß ein ziemlich heftiger Wasserstrom aus der Pipette notwendig ist, um die Tiere loszulösen. Dabei liegt jedoch in der Regel nicht der ganze Plasmaleib der Amöbe dem Untergrund fest an, sondern nur Vorder- und Hinterende, während der Mittelteil des Körpers leicht über den Boden sich wölbt. Man kann dies sehr leicht daran erkennen, daß Infusorien sich anstandslos zwischen Boden und Amöbe hindurchbewegen können. Gleichlautend sind auch die Beobachtungen Dellinger's (1907), der durch eine sinnreiche Konstruktion eine direkte Seitenbeobachtung ermöglichte und eine scheinbar spannerraupen- oder hirudineenartige Fortbewegung der *A. proteus* feststellte. Völlig irrig sind jedoch die Schlüsse, die Dellinger aus dieser Beobachtung zog, indem er, sich auf die blutegelartige Bewegung stützend, kontraktile Elemente im Amöbenplasma annahm und die Oberflächenspannungstheorien verwarf, eine Ansicht, die in der Besprechung durch Rhumbler (1907) klar und einwandfrei widerlegt sind.

Fig. 1. Wurmförmige Wanderformen von *A. proteus*.

Nachdem schon Bütschli in seinem Protozoenwerk eine charakteristische Beschreibung der Kriechbewegung der Amöben gegeben und von Verworn (1892) als Grund der Bewegung das Spiel von Oberflächenspannungskräften geltend gemacht worden war, Er-

scheinungen, die der Autor nach dem Vorgang von QUINCKE (1888) mit künstlichen Tropfen nachbilden konnte, war es RHUMBLER (1898, 1905) vorbehalten, eine erschöpfende mechanische Erklärung für die Bewegung der Amöben zu geben, indem er als Grundlage die stete Umwandlung von Ento- in Ectoplasma und die Rückbildung von Ecto- in Entoplasma feststellte. Die Voraussetzung für diese Erklärungsweise ist die, daß Ento- und Ectoplasma nichts prinzipiell Verschiedenes darstellen, nichts ständig und fest Getrenntes. Daß Ento- und Ectoplasma nur in bezug auf ihre Lagerung am Amöbenkörper sich unterscheiden, vertritt schon BÜTSCHLI (1880), während WALLICH (1863) und A. GRUBER (1886) annehmen, daß sich durch den Einfluß des Wassers äußerlich am nackten Protoplasmakörper eine feste erstarrte Hülle bilde, eine Annahme, die bei der RHUMBLER'schen Deutung der Amöbenbewegung eine große Bedeutung gewinnt. Wie schon bemerkt, sieht VERWORN (1892) den Grund für die amöboide Bewegung nackter Protoplasmamassen, die sich in Expansion-zentrifugaler und Kontraktion-zentripetaler Strömung äußert, in einer Verminderung oder Vermehrung der Oberflächenspannung. Die Bedingung für diesen Wechsel der Oberflächenkräfte ist die Anwesenheit von Sauerstoff. Infolge des positiven Chemotropismus gewisser Plasmateile zum umgebenden Sauerstoff kommt es an bestimmten Stellen zu einer Verminderung der Oberflächenspannung und daher zu einem zentrifugalen Strömen des Plasmas — Pseudopodienbildung. Immer neue Teile des Plasmas treten an die Oberfläche, kommen mit dem Sauerstoff in Berührung und unterliegen einer Oxydierung. Die oxydierten Teile zeigen jedoch ihrerseits eine Neigung zu Zerfall und einen positiven Chemotropismus zu gewissen, besonders in der Nähe des Kerns angehäuften Plasmasubstanzen, mit deren Hilfe sie sich wieder regenerieren, was zu einer zentripetalen Plasmaströmung Anlaß gibt — Einziehung der Pseudopodien — unter Vermehrung der Oberflächenspannung an der Stelle des Rückströmens.

Finden wir in dieser Vorstellung VERWORN's einen Weg zur Erklärung der die Amöbenbewegung inszenierenden Kräfte und ihrer Wirkung, so zeigen uns andererseits die schönen Untersuchungen RHUMBLER's (1898, 1905) das Arbeiten des Mechanismus der amöboiden Bewegung. Es soll hier in Kürze auf die RHUMBLER'sche Deutung, soweit sie für *A. proteus* Geltung hat, eingegangen werden, da gerade an unserem Objekt verschiedene der Strömungsverhältnisse, wie sie RHUMBLER beschreibt, ausgezeichnet verfolgt werden können. Nach RHUMBLER finden sich bei den Amöben zwei Formen der Fortbewegung,

1. mit rückläufigen, 2. ohne rückläufige Randströme. Bei den Formen mit rückläufigen Randströmen findet sich ein ein- oder mehrfacher Axialstrom, der, in der Gegend des Hinterendes beginnend, zum ein- oder mehrfachen Fontänenstrom wird, wenn die aus dem Innern hervorgebrochenen Entoplasmamassen nach beiden Seiten abfließen und, am Rande verharrend, später wieder in den axialen Vorwärtsstrom einbezogen werden. Der Fontänenstrom kann zum Fontänenwirbel werden, wenn bei sehr heftiger Plasmabewegung die zur Seite abgeflossenen Plasmateile schon sehr bald wieder sich mit dem axialen Vorwärtsstrom vereinigen. Wir sehen also die Bewegung so zustande kommen, daß axial vorwärts strömendes Entoplasma am Vorderende der Amöbe an die Oberfläche tritt, dort nach Berührung mit dem Wasser unter Zurückstoßung seiner Körnchen zu Ectoplasma umgewandelt wird, um dann später wieder an irgendeiner Stelle, meist gegen das Hinterende zu, in Entoplasma durch Einbeziehung in den Körper rückgewandelt zu werden. Da die Amöbe nun mit einer klebrigen Substanz festhaftet, so wird der rückläufige Randstrom infolge der Reibung an der Unterfläche den Plasmakörper in der Richtung des Axialstroms nach vorwärts treiben. Während sich die rückläufigen Randströme bei den Amöben mit flüssigerer Oberfläche finden, zeigen die Amöben mit gelatinierter Oberfläche keine rückläufigen Ströme. Bei ihnen spielt analog dem Wechsel der Oberflächenspannung der Wechsel des Gelatinierungsdruckes eine für die Vorwärtsbewegung entscheidende Rolle. Eine scharfe Trennung zwischen Amöben mit und Amöben ohne rückläufige Randströme läßt sich nun nicht durchführen, und Rhumbler selbst spricht von Übergängen der einen Form in die andere. Bei *A. proteus* nun fand sich die eine wie die andere Form, je nachdem wie sich die Oberfläche der Amöbe von festerer oder von flüssigerer Beschaffenheit zeigte.[1]) Wie gleich gezeigt werden soll, ist die Wirkung des umgebenden Wassers auf die Beschaffenheit der Amöbenoberfläche von größter Bedeutung, und in dieser — unter bestimmten Verhältnissen wechselnden — Wirkung haben wir einen Hauptgrund für die Mannigfaltigkeit der Form- und Bewegungserscheinungen der *A. proteus* zu suchen. Um zunächst auf die rückläufigen Randströme der *A. proteus* einzugehen, so zeigen sich dieselben nur ziemlich selten deutlich, vor allem bei rasch fließenden, flüssigkeitsreichen Exemplaren. Sehr oft sieht man ein scheinbares Rückströmen der Randpartien, wenn man nämlich den Rand mit dem zentralen Vorwärtsstrom vergleicht

[1]) Siehe Zusatz am Ende der Arbeit.

und nicht zur Beobachtung die festliegenden Gegenstände am Boden des Uhrglases heranzieht. Selbstverständlich handelt es sich hier nicht um typische rückläufige Randströme. In weniger häufigen Fällen dagegen konnte, wie erwähnt, ein wenigstens auf kurze Strecken deutliches absolutes Rückströmen der Randteile beobachtet werden. Daß die Randströme vereint mit dem Festhaften am Boden für die Bewegung von größter Bedeutung sind, zeigt folgende Beobachtung: eine nicht am Boden adhärierende, langgestreckte Amöbe mit deutlichem Axialstrom stößt mit dem Vorderende an ein Hindernis (Faden). Da sie keinen Reibungswiderstand am Boden findet, so ist sie nicht imstande, trotz kräftiger rückläufiger Ströme das Hindernis zu überwinden, und so verharrt sie längere Zeit mit dem Vorderende an den Faden stoßend, während ein rascher Axialstrom, konstant aus dem Innern hervorbrechend, fontänenartig am Vorderende nach beiden Seiten in rückläufige Randströme abfließt. Hätte die Amöbe die ihr (infolge Kernentnahme) verloren gegangene Fähigkeit sich anzuheften noch besessen, so hätte sie die Kraft gefunden, das Hindernis zu überwinden, den Faden beiseite zu schieben, oder darüber hinweg zu fließen. So aber besitzt zwar die flottierende, dem Boden nur leicht aufliegende Amöbe wohl bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit, sich mittels eines Axialstroms vorwärts zu bewegen (s. oben), doch ist die Kraft der Vorwärtsbewegung und demnach auch die Geschwindigkeit gegenüber dem festgehefteten Individuum eine bedeutend geringere.

Fig. 2. Wanderform einer *A. proteus* mit runzligem Hinterende. + Stelle, an der das Ectoplasma wieder in den Körper einbezogen wird (Ecto-Entoplasmaprozeß).

Bei einer kriechenden *A. proteus* sehen wir in den meisten Fällen, daß die Einbeziehung des seitlich abgeströmten oder zur Ruhe gekommenen Plasmas und die Rückwandlung von Ecto- in Entoplasma nicht ganz am Hinterende vor sich geht, sondern etwas weiter nach vorn, während das eigentliche Hinterende passiv mitgeschleppt wird. Dabei zeigt dieses ein eigenartig schopfartiges Aussehen, enthält meistens nur sehr wenige der typischen lichtbrechenden Körnchen und besitzt eine runzlige starre Oberfläche (Fig. 2). Diese Starre des Ectoplasmas, die sich auch bei den schopfartigen Hinterenden von *Pelomyxa penardi* (RHUMBLER 1905) und bei *A. terricola* (GROSSE-ALLERMANN 1909) findet, kommt nach RHUMBLER dadurch zustande, daß der Einfluß des umgebenden Wassers auf die Amöbenober-

fläche, den schon Wallich (1863) und A. Gruber (1886) als bestehend angenommen haben, ein langandauernder ist und verdichtende Wirkung besitzt. Diesen bei längerer Dauer sich steigernden verdichtenden Einfluß können wir ja stets sehr schön an Pseudopodien beobachten, denn frisch austretende Pseudopodien sind stets bedeutend flüssiger als solche, die schon seit längerer Zeit ausgestreckt und daher auch einer länger dauernden Einwirkung des umgebenden Wassers ausgesetzt sind. Daß dem umgebenden Medium ein ganz bedeutender, für die Form und Bewegungsweise der Amöbe bestimmender Einfluß zukommt, beweisen eigenartige Amöbenformen und Fortsatzbildungen, die ich a. a. O. eingehend beschrieben habe (K. Gruber 1911) und die ich hier nur kurz noch einmal erwähnen möchte. Es handelt sich um Individuen von *A. proteus*, bei denen besondere Wechselbeziehungen von umgebendem Wasser und Amöbenoberfläche einerseits eine über den ganzen Umfang sich erstreckende Verdichtung des Ectoplasmas und daraus resultierende eigenartige, mit eruptiven Pseudopodien vor sich gehende Bewegungen hervorgerufen hatte, andererseits durch verdichtenden Einfluß auf bestimmte Teile des Körpers lange Geißeln aus gelatiniertem Plasma erzeugt worden waren. Veränderungen in der Zusammensetzung des Kulturwassers hatten anscheinend diese auf Verdichtung und stärkere Gelatinierung des Ectoplasmas beruhenden Erscheinungen hervorgerufen. Wiederherstellung des für die Amöbe günstigen Mediums (Überführung in frisches, gutes Kulturwasser) ließ das normale Verhalten wieder eintreten (Fig. 3). Daß sich bei diesen Exemplaren mit stark gelatinierter Außenfläche keine rückläufigen Randströme finden, sondern daß hier der Wechsel des Gelatinierungsdruckes (s. oben) eine Rolle als Movens spielt, ist ohne weiteres einleuchtend. Doch läßt sich auch hier die Bildung von Ecto- aus Entoplasma und umgekehrt auf das schönste verfolgen, es zeigt sich auch hier unbe einflußt vom Zustand der Außenhaut der für die Amöbenbewegung so bedeutungsvolle Ento- und Ectoplasmaprozeß, während es andererseits nicht möglich ist, für die Konsistenz des Ectoplasmas bei *A. proteus*, für die Art des Fließens dieser Amöbe, für das Vorhanden-

Fig. 3.
A. proteus mit eruptiven Pseudopodien strömend. Starre der fast rein ectoplasmatischen hinteren Körperhälfte.

sein oder Fehlen von rückläufigen Randströmen eine bestimmte Regel aufzustellen. Vielmehr kommt hier dem Zustande des umgebenden Wassers, seinem Einfluß auf das Plasma der Amöbe und dem Resultat der jeweiligen Wechselbeziehungen zwischen Amöbenoberfläche und umgebenden Wasser ein bestimmender Einfluß zu.

Eng mit den Bewegungserscheinungen verknüpft ist die Reaktion der Amöben auf äußere Reize. Aus der Fülle der Experimente auf diesem Gebiet, denen Amöben als Material dienten, möchte ich als für vorliegende Untersuchungen in Betracht kommende nur die Einwirkung der Temperatur auf die lebende Amöbe herausgreifen, Versuche, die auf KÜHNE (1864) zurückgehen, der als erster in größerem Maßstab experimentell-physiologische Studien an Amöben ausführte. Vor allem sind dann die eingehenden Untersuchungen von VERWORN (1889) über Temperaturwirkung auf das lebende Plasma anzuführen. Kurz zusammengefaßt sind die Resultate der Temperaturversuche an Amöben folgende: Während Abkühlung eine stete Verlangsamung der Bewegung zur Folge hat, die bei gänzlichem Einfrieren mit dem gleichzeitigen Absterben der Amöbe erlischt, findet man bei Erwärmung zunächst eine Zunahme der Bewegungsintensität bis gegen 35° C, dann plötzliche Abnahme der Bewegung, Abkugelung und Degeneration. Auch hier zeigt sich bei der Anwendung anderer Reize — z. B. konstanter Strom (VERWORN (1896) oder Röntgenstrahlen (SCHAUDINN 1899) — daß der Enderfolg andauernder starker Überreizung stets der Tod ist.

Es erschien mir nun von Interesse, statt des Temperaturmaximums die Dauer der Erträglichkeit bestimmter höherer Temperaturen für *A. proteus* zu untersuchen, sowie die Reaktion des Amöbenplasmas auf die Erwärmung und sein Verhalten während der Erholung genauer zu beobachten. Verfolgen wir die Bewegungserscheinungen einer in 30° C gebrachten *A. proteus*, so finden wir zunächst eine Steigerung der Bewegungsintensität, die jedoch nach einiger Zeit einer Verlangsamung Platz macht, äußerlich bemerkbar an der beginnenden Abkugelung. Zugleich bemerken wir, wie sich um die in Abkugelung befindliche Amöbe ein Mantel von hyalinem, scheinbar ganz strukturlosem, glashellem Plasma abzuscheiden beginnt, während unter gleichzeitiger starker Größenzunahme der ihres Rhythmus beraubten kontraktilen Vacuole das Körnchen führende Plasma samt den festen Einschlüssen nach der Mitte des kugeligen Körpers zu sich verlagert. Läßt man die Wärme weiter einwirken, so wird der hyaline Mantel immer breiter, während sich die Granula samt dem übrigen geformten Inhalt des Plasmas in der Kugelmitte fest

zusammendrängen, bis mit einem Male der Mantel zerfällt und als Rest der Amöbe ein ziemlich festes Konglomerat von körniger, trockener Beschaffenheit zurückbleibt, aus Kern, Granula und zufälligen Einschlüssen bestehend. Bringt man jedoch die erwärmte Amöbe vor Eintritt des Zerfalls wieder in kühles Wasser, so kommt es zu einer Erholung, die sich dadurch zu erkennen gibt, daß der vorher groblappige oder bucklige Mantel sich in eine große Menge fingerförmiger, hyaliner Fortsätze gliedert, die bei fortwährender leichter Formänderung der Amöbe das Aussehen einer Maulbeere geben. Nach mehreren Stunden werden unter gleichzeitiger Reduktion der exzessiv vergrößerten Vacuole, die schließlich ihren Rhythmus wieder erlangt, die hyalinen Fortsätze allmählich eingezogen, die Amöbe verliert die ausgesprocheneKugelform, beginnt sich wieder zu bewegen und bildet sich schließlich wieder zu einer Amöbe gewohnten Aussehens zurück. Der einzige Unterschied gegenüber der normalen Amöbe besteht eine Zeitlang in einem deutlich erkennbaren, wenn auch schmalen, hyalinen Plasmamantel, während die vitalen Funktionen sich alle wieder einstellen (Fig. 4).

Fig. 4. Verhalten einer *A. proteus* in + 30° C. 1. Normales Tier. 2. Dasselbe nach 1 Std. in 30° C. 3. Nach 2½ Std. Aufenthalt in kühlem Wasser (Erholung). 4. Nach 24 Std. Erholung.

Wie die Beobachtung des Verhaltens der *A. proteus* in intensiver Wärme gezeigt hat, finden wir neben der Abkugelung und der Vergrößerung der des Rhythmus beraubten Vacuole als auffallendste Erscheinung die Ausscheidung eines hyalinen, anscheinend starkflüssigen Plasmamantels. Dieses hyaline Plasma, das sich hier bei der Wärmereizung um die abgekugelte Amöbe ausscheidet, erscheint genau gleich dem hyalinen Plasma, das bei Aufnahme von Nahrung durch Circumvallation (s. unten) auf den Reiz des Beutetieres hin

über und um dieses Tier gesendet wird. Es scheint also die starke Erwärmung des umgebenden Mediums einen verflüssigenden Reiz auf die Amöbenoberfläche auszuüben, wobei sich das gewöhnliche Konstistenzverhältnis von Ecto- und Entoplasma umkehrt: während bei der normalen *A. proteus* das Ectoplasma als relativ festerer Mantel das flüssigere Entoplasma einschließt, ist hier das Ectoplasma starkflüssig, während das Entoplasma eine ziemlich starre Masse darstellt. Es zeigt sich auch hier wieder, daß die Bezeichnung Ecto- und Entoplasma nicht eine bestimmte Beschaffenheit des Plasmas bedeuten kann, sondern daß damit nur die Lage — ob oberflächlich oder tiefer — einer Plasmaschicht ausgedrückt werden soll. So, wie wir gesehen haben, daß das umgebende Medium das Plasma der Amöbe durch bestimmte Einwirkung an der Oberfläche zu einem anderen starren Mantel verfestigen kann, so ist das Medium auch imstande, unter gewissen Verhältnissen die Oberfläche der Amöbe zu verflüssigen, ein flüssiges Ectoplasma zu erzeugen, während gleichzeitig das Entoplasma durch fortgesetzte Flüssigkeitsabgabe an die Oberfläche und die Vacuole zu einer festen Masse wird. Die Wärme übt hier einen analogen Reiz auf die Amöbenoberfläche aus, wie lebende Beutetiere, mit dem Unterschied, daß bei der Erwärmung des umgebenden Mediums der Reiz die ganze Oberfläche, bei Annäherung eines Beutetieres eine begrenzte Stelle trifft.

Die Resultate der Untersuchungen über die Erträglichkeitsdauer bestimmter, höherer Temperaturen ersieht man am besten aus folgender Zusammenstellung:

1. Temperatur 22° C, als Objekt normale, gut bewegliche Individuen von *A. proteus* dienend.

1. Tier nach 32 Std. deutliche Schädigung, nach 24 Std. gest.
2. „ „ 24 „ deutliche Schädigung, nach 32 Std. gest.
3. „ „ 27 „ deutliche Schädigung, keine andauernde Erholung.
4. „ „ 24 „ deutliche Schädigung, Erholung.

2. Temperatur 30° C, Material wie bei 1.

1. Tier nach 30 Min. beginnender Zerfall.
2. „ „ 60 „ Anzeichen der Degeneration, große Vacuole; Präparat.
3. „ „ 60 „ geringe Zeichen der Degeneration; Untersuchung und kurze Erholung; weiter 30 Min. in 30° C- deutliche Degenerationserscheinungen; Erholung, doch nach 2 Tagen Zerfall.

4. Tier nach 60 Min. stärkere Degenerationserscheinung; Präparat.
5. „ „ 30 „ Abkugelung; Erholung; schon nach 45 Min. wieder ganz normal.
6. „ „ 60 „ Degenerationserscheinung, große Vacuole, Erholung, nach 1 Tag fast ganz normal.
7. „ „ 75 „ im Zerfall begriffen, keine Erholung mehr möglich.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, daß eine konstante Temperatur von 22° C nach etwa 24 Std. eine deutliche Schädigung der Amöben zur Folge hat, eine Temperatur von 30° C nach etwa 1 1/4 Std. zum Zerfall der Amöbe führt. Dagegen läßt eine Einwirkung dieser Temperatur von 30° C von der Dauer 1 Std. trotz starker äußerer Veränderungen — gänzliche Abkugelung, Ausscheidung eines hyalinen Plasmamantels, excessive Vergrößerung der Vacuole, Verlust des Vacuolenrhythmus — noch die Möglichkeit einer völligen Erholung zu, wie aus Versuch 6 zu ersehen. Ziemlich genau dasselbe Verhalten findet man bei Wärmeversuchen an künstlich verkleinerten kernhaltigen und kernlosen Amöben, doch sollen diese Resultate erst weiter unten bei den Untersuchungen mittels der operativen Methode besprochen werden.

Für die Beobachtung der Nahrungsaufnahme stellt die *A. proteus* ein äußerst günstiges Objekt dar, weshalb hier ausführlicher darauf eingegangen werden soll. Die Nahrungsaufnahme durch die Amöben im allgemeinen hat vor kurzem Rhumbler (1910) in außerordentlich klarer Weise behandelt. Wenn ich trotz der umfassenden Ausführungen Rhumbler's doch noch einmal eingehend auf die Aufnahme der Nahrung durch *A. proteus* zurückkomme, so geschieht dies aus dem Grunde, daß ich Gelegenheit hatte, sehr oft an meinem Objekt den ganzen Vorgang des Nahrungsfanges auf das Schönste zu beobachten und dadurch in der Lage bin, die Rhumbler'schen Resultate da und dort zu ergänzen.

Nach Rhumbler kann die Nahrungsaufnahme auf viererlei verschiedene Weise erfolgen:

1. durch Import, indem der Nahrungskörper direkt in den Körper der Amöbe einrückt, ohne besondere Tätigkeit der Amöbe; 2. durch Umfließung, indem der Nahrungskörper vom Amöbenkörper direkt berührt wird, worauf das Protoplasma um den Nahrungskörper in enger Anschmiegung herumfließt; 3. durch Einfangen, Circumvallation: Das Amöbenplasma sendet an beiden Seiten der Beute vorbei Pseudopodien aus, die sich jenseits der Beute wieder vereinigen und nach ihrer Verschmelzung einen vollständigen

Wall um sie herum bilden, um sich bald darauf auf der Ober- und Unterseite des Nahrungskörpers zusammenzuschließen, so daß dieser vollständig eingekerkert wird, ohne daß das Plasma selbst bis dahin mit ihm irgendwie in direkten Kontakt gekommen zu sein braucht; 4. durch Invagination: Der Nahrungskörper wird von der häutigen und offenbar stark klebrigen Oberflächenschicht erfaßt und alsdann dadurch in das Innere der Amöbe hineingebracht, daß sich die dem Fremdkörper anhaftende Strecke des Ectoplasmas schlauchartig in das Ectoplasma hineinstülpt.

Bei *A. proteus* konnte ich in fast allen Fällen die Methode der Circumvallation bei der Nahrungsaufnahme beobachten und zwar bei der Aufnahme der verschiedenartigsten tierischen Nahrung, die der pflanzlichen — Algen — weit vorgezogen wird. Nur mit Hilfe der Circumvallation ist es der *A. proteus* möglich, so rasch bewegliche größere und kleinere Ciliaten wie *Paramaecium*, *Colpidium* usw., ferner Flagellaten und Rotatorien aufzunehmen, da bei der Circumvallation das Beutetier scheinbar von der Amöbe überrascht wird. RHUMBLER gibt für den Vorgang der Circumvallation von Nahrungskörpern durch das Amöbenplasma folgende, durchaus einleuchtende Erklärung: Eine von häutigem Ectoplasma umgebene Amöbe strebt dann eine Beute zu circumvallieren, wenn der von der Beute ausgehende Reiz eine Aufquellung und Verflüssigung der gereizten Stelle der Oberflächenhaut zur Folge hat. Dazu kommen noch Hilfsfaktoren: 1. Adhäsion; kommt die an der Oberfläche aufgequollene und verflüssigte Masse mit dem Untergrund in Berührung und haftet sie an demselben, was wohl fast immer der Fall sein dürfte, so wird die Oberflächenspannung am Berührungsrande „Amöbenplasma-Untergrund" herabgedrückt, das verflüssigte Plasma sucht sich also auf dem Untergrund nach der Beute hin auszubreiten, die Beute aber treibt dadurch, daß sie durch ihre verflüssigende Einwirkung die Oberflächenspannung erhöht, die sich auf dem Untergrund infolge ihrer Adhäsion ausbreitende flüssige Masse von sich zurück, so daß die verflüssigte Substanz in einiger Entfernung von ihr im Kreis um sie herumfließen muß. 2. Kontraktive Spannung der Oberflächenhaut: sie drückt die unter Reizwirkung der Beute verflüssigte Oberflächensubstanz in der Richtung nach der Beute hin. Hier verursacht die Reizwirkung der Beute eine Erhöhung der Oberflächenspannung bei Annäherung an die Beute selbst, und aus dem Plasmazufluß einerseits, dem Zurückweichen des Plasmas vor jedem direkten Kontakt andererseits entsteht die Circumvallation. Nach RHUMBLER findet sich diese Art der Nahrungsaufnahme bei

Amöben mit fester Oberflächenschicht. Trotzdem nun die *A. proteus* auf der Grenze steht zwischen den Amöben mit häutigem und mit flüssigem Ectoplasma, so findet sich hier nach meinen Beobachtungen bei der Aufnahme von tierischer Nahrung so gut wie immer der Modus der Circumvallation. Einige typische Beispiele aus meinen Beobachtungen mögen die Nahrungsaufnahme bei *A. proteus* illustrieren, zugleich aber auch zeigen, daß selbst bei der fest charakterisierten Art der Aufnahme durch Circumvallation sich noch Modifikationen finden. Trotzdem die Aufnahme der Nahrung vom Beginn der Annäherung des Beutetieres bis zu seinem völligen Einschluß in den Amöbenleib einen rein mechanischen Vorgang darstellt, so könnte man doch beinahe von einem „Fang" sprechen, den die Amöbe ausübt, da es in vielen Fällen so aussieht, als habe die Amöbe das ahnungslose Beutetier überrascht.

1. Eine *A. proteus* kriecht am Boden und nähert sich dabei einem ruhig liegenden, lebenden Infusor. Ist eine genügend große Annäherung von Amöbe und Beutetier erreicht, so beginnt auf Reizwirkung des letzteren hin plötzlich hyalines Plasma aus dem Amöbenleib auszutreten und entweder wallartig um das Infusor herum zu fließen, oder aber häufiger sich wie eine Glocke über das Tier zu stülpen. Anfänglich liegt das Infusor noch auf dem von Amöbenplasma freien Boden des Kulturgläschens, dann sucht es plötzlich, scheinbar überrascht, zu fliehen, sieht sich aber, während es nun nach Verlassen des Bodens auch unterflossen wird, in einer immer enger werdenden Höhle gefangen. Auf diese Weise gelang es in einem Fall einer Amöbe 8 Exemplare von *Coleps hirtus*, die an einer Stelle des Untergrundes mit Nahrungsaufnahme beschäftigt waren, zugleich zu überdecken und gemeinsam in eine Vacuole einzuschließen (Fig. 5).

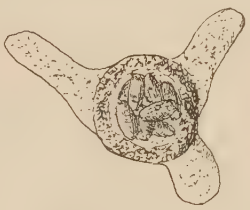


Fig. 5.
Gleichzeitiger Einschluß von 8 Exemplaren von *Coleps hirtus* in eine Nahrungsvacuole nach Aufnahme mittels Circumvallation durch *A. proteus*.

2. Die *A. proteus* sitzt fest und ruhig am Boden. Es nähert sich nun ein Infusor der Amöbe, die, sobald das Tier eine gewisse Nähe erreicht hat, nach der Richtung des Infusors, meist über es hinweg, hyalines Plasma auszusenden beginnt. In einem Falle konnte ich ein direktes „Spielen" einer *Stylonychia* mit einer *A. proteus* beobachten, einen Vorgang, der sehr deutlich eine Fernwirkung des von dem Beutetiere ausgehenden Reizes zeigt. Die *Stylonychia* kroch langsam um eine festsitzende *A. proteus* herum, immer wieder kurze

Zeit an einer Stelle verweilend und stets in einer gewissen Entfernung von der Amöbe. Diese sendete nun jeweils nach der Stelle, an der sich die *Stylonychia* gerade befand, flüssiges, hyalines Plasma aus, doch stets, ehe es sich über das Infusor legen konnte, hatte dieses mit einem kleinen Ruck den eben eingenommenen Platz verlassen und war, in derselben Entfernung von der Amöbe etwas weiter an ihr entlang gewandert; das hyaline Plasma, das nach dem eben verlassenen Platze der *Stylonychia* ausgesendet worden war, wurde wieder in den Amöbenkörper einbezogen, während gleichzeitig neues flüssiges Plasma nach dem neuen Standort des Infusors hin ausströmte. So wiederholte sich das Spiel mehrere Male, ohne daß es der Amöbe gelungen wäre, das Infusor zu fangen, das schließlich sich aus der Nähe der Amöbe fortbewegte.

3. Die *A. proteus* flottiert frei im Wasser. Es nähert sich mehrmals ein kleines ciliates Infusor, stößt an die flottierende Amöbe, schwimmt wieder fort, kommt wieder, bis es mit einem Mal bei etwas längerem Verweilen in der Nähe der Amöbe von hyalinem Plasma ohne Berührung umflossen und in eine Höhle eingeschlossen wird (Fig. 6). In diesem Fall handelt es sich um die Nahrungsaufnahme durch eine auf dem Wege der Operation erhaltene kernlose Amöbe, einen Vorgang auf den später näher eingegangen werden soll.

Fig. 6.
Beginnende Circumvallation eines Infusors durch ein kernloses, freischwimmendes Fragment von *A. proteus*.

Bei allen drei eben beschriebenen Arten des Fangs von Beutetieren hat es den Anschein, als suche die Amöbe, einem Willensakt folgend, die Beute zu überraschen, da die Opfer meist erst dann ihrer Gefangenschaft gewahr werden, wenn sie schon unentrinnbar vom Plasma eingeschlossen sind. Wie schon oben festgestellt, ist diese willkürliche Tätigkeit der Amöbe nur scheinbar, da der ganze Prozeß nach dem Vorgange RHUMBLER's auf das Schönste auf physikalisch-mechanischem Wege erklärt werden kann. Nur geht die Sache nicht immer ganz nach dem von RHUMBLER als für die Circumvallation typisch beschriebenen Modus vor sich, indem einmal der eine Hilfsfaktor, die Adhäsion am Untergrund, wegfallen kann, da, wie ich erwähnt, die Umwallung eines Infusors auch durch eine flottierende Amöbe beobachtet werden konnte. Andererseits ging die Circumvallation bei der *A. proteus* in den meisten Fällen nicht so vor sich, daß von zwei Seiten hyalines Plasma in Form von Pseudopodien um die Beute zu fließen begann, sondern es wölbte sich fast

stets hyalines Plasma als heller zusammenhängender Saum entstehend wie eine flache Glocke über das Beutetier. Im Prinzip gehören, wie der Fang eines Infusors durch eine kernlose Amöbe, natürlich auch diese Formen der Nahrungsaufnahme zur Circumvallation, ihr Abweichen vom Typus ist vielleicht in der besonderen Beschaffenheit des Protoplasmas der *A. proteus* begründet.

Von den übrigen drei Arten der Nahrungsaufnahme konnte ich außer einer unvollständigen, mißlungenen Invagination eines Rotators, auf die ich aber nicht eingehe, da die Beobachtung ungenügend war, keine typische Form in meinen Kulturen vermerken. Auf einer Art Invagination beruht jedoch die eigenartige Aufnahme von Karminkörnern. Es ist bekannt, daß Amöben sich dicht mit Karminkörnchen beladen, wenn man fein verriebenes, wasserunlösliches Karmin in die Kulturen bringt. Hier ist nun die Aufnahme eine rein mechanische, sozusagen passive. Eine längere Beobachtung einer solchen Karminkultur zeigt, wie sich an der klebrigen Oberfläche die im Wasser suspendierten, oder am Boden liegenden Körnchen festhaften. Nun wissen wir, daß bei der Bewegung der Amöbe eine stete Umwandlung von Ento- in Ectoplasma und umgekehrt stattfindet, d. h. es tritt Plasma aus dem Inneren an die Oberfläche, fließt vorn nach den Seiten zu ab, unter Zurücklassung der festen Elemente zu Ectoplasma werdend, und wird am Hinterende wieder in das Innere einbezogen. Nun konnte ich in mehreren Fällen mit ziemlicher Sicherheit feststellen, wie außen am Ectoplasma festsitzende Karminkörnchen am Hinterende mitsamt dem Ectoplasma wieder in das Körperinnere gelangten. Auch hier also wird wie bei der Invagination Ectoplasma samt der daran festgehafteten Nahrung in das Körperinnere einbezogen. Trotzdem, wie wir hier sehen, die Amöbe sich dicht mit den für sie nicht zu verwertenden Karminkörnern belädt, kann ich der Ansicht v. Prowazek's (1910) nicht durchaus zustimmen, die sich auf Karminversuche an monothalamen Rhizopoden stützt, und die besagt, daß ein Rhizopod auch gänzlich unbrauchbare Fremdkörper, wie Karmin, aufnimmt, ja unter Umständen soviel aufnimmt, daß es zugrunde geht. Sicher ist die Aufnahme, wie wir sie bei Karmin beobachten, nur ein Ausnahmefall, der darauf beruht, daß die Karminkörner sehr leicht auf der Amöbenoberfläche haften bleiben, vielleicht sogar eine chemische Affinität zum Plasma besitzen. Das würde auch erklären, warum sich die Karminkörner so lange Zeit in der Amöbe halten und nicht sofort wieder wie unverdauliche Nahrungsreste ausgeworfen werden. Wenn man lange Zeit Amöben beobachtet, so fällt einem ja auf, daß als Nahrung nur brauchbare Stoffe angenommen

werden, daß die Amöbe eine Auslese trifft unter den Massen von Formelementen — Infusorien, Flagellaten, Algen, kleinste Sandkörnchen, tierischer und pflanzlicher Detritus des verschiedensten Ursprungs —, daß sie nicht wahllos alles aufnimmt. Es ist, wie wir ja bei der Circumvallation gesehen haben, in den meisten Fällen ein von uns nicht zu bestimmender Reiz des aufzunehmenden Nahrungskörpers auf die Amöbe vonnöten, damit die Beute von der Amöbe gefangen werden kann, vielleicht genügt in Ausnahmefällen — Karmin — auch ein intensives Haftvermögen, des Fremdkörpers an der Oberfläche der Amöbe. Steinchen, lebloser Detritus usw. aber üben keinen Reiz auf das Amöbenplasma aus, sie haften nicht an der Oberflächenschicht und unterliegen daher auch nicht der Aufnahme in das Plasma.

Die Geschwindigkeit, mit der der „Fang" vor sich geht, ist oft eine verblüffend große. Das breit ausfließende, stark verflüssigte, hyaline Plasma strömt außerordentlich rasch über und um den Nahrungskörper, und in wenigen Sekunden kann das Infusor gefangen sein. Nicht immer gelingt jedoch der Amöbe das Einfangen eines Beutetieres. Ich habe oben schon geschildert, wie eine Amöbe mehrmals vergeblich versuchte, eine langsam um sie herum sich bewegende *Stylonychia* zu überfließen. Auffallend ist nun, daß, sowie einmal eine größere Menge hyalines Plasma ausgeflossen, sich meist auch eine Art Fangvacuole über der Stelle bildet, über der das Beutetier eben noch gesessen. Der verflüssigende Reiz scheint also im betroffenen Plasma auch nach Entfernung des reizäußernden Tieres noch kurze Zeit anzuhalten. Ebenso bildete sich eine Vacuole völlig aus in den häufig beobachteten Fällen, in denen eine Amöbe ein kräftiges Ciliat — *Dileptus* — zu fangen suchte, das ihr aber, selbst wenn es schon von Plasma eingeschlossen war, immer wieder entwischte, indem es sich mit seinem Rüssel durch die plasmatische Wand hindurchzwängte und den langgezogenen Körper nachfolgen ließ, während die Vacuole noch kurze Zeit bestehen blieb.

Das Schicksal der aufgenommenen lebenden Nahrung, die Geschwindigkeit der Abtötung ist sehr verschieden und hängt vór allem von der Größe und Anzahl der aufgenommenen Beutetiere ab. Ein kleines Infusor, z. B. ein *Colpidium*, wird, nachdem es gefangen, in eine Vacuole eingeschlossen, die sich sehr rasch verkleinert. Gleichzeitig mit der Verkleinerung der Vacuole erfolgt eine fortschreitende Verlangsamung der Bewegungen des gefangenen Tieres, das dann meist schon nach wenigen Minuten kein Lebenszeichen mehr erkennen läßt und vom Plasma dicht umschlossen bei der

kriechenden Amöbe zu den übrigen Nahrungskörpern an das Hinterende verlagert wird. Größere oder zu gleicher Zeit in mehreren Exemplaren gefangene Tiere verharren weit länger in einer Vacuole und zeigen weit später ein Erlöschen ihrer Beweglichkeit. Am besten erläutern dies einige Beispiele aus den Beobachtungsnotizen:

1. Ein kleines hypotriches Infusor zeigt schon nach 5—6 Min. sehr starke Verlangsamung des Wimperschlages, zugleich Verschwinden der Nahrungsvacule, nach 13 Min. völlige Ruhe.

2. 8 Exemplare von *Coleps hirtus* zeigen erst nach 1 Std. 10 Min. die letzten Bewegungen, und fast bis zum Schluß eine nur sehr langsam sich verkleinernde Nahrungsvacuole.

Eine Erklärung finden wir auch hier wieder in der Rhumbler'schen Deutung der Circumvallation. Solange ein Beutetier noch genügend Leben zeigt, wird es das umgebende Plasma verflüssigen und es auf Grund der vermehrten Oberflächenspannung von sich zurückdrängen. Mit dem Erlöschen des Lebens in dem gefangenen Tier läßt der verflüssigende Reiz nach und die kontraktive Spannung des Plasmas wird die Oberflächenspannung der Vacuolenwandung mehr und mehr überwinden und die Vacuole verkleinern, bis das absterbende Beutetier völlig von Plasma umschlossen ist. Man nimmt allgemein an, daß es verdauende Säfte seien, die schon in der Vacuole eine tötende Wirkung auf die Beute ausüben, wenn auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen ist, daß das Tier durch Erstickung zugrunde geht.

Als eigenartige Ausnahme von der Regel möchte ich hier folgende Beobachtung erwähnen: Eine Amöbe hatte, ohne daß ich es verfolgen konnte, ein gepanzertes Rotator aufgenommen, das noch sehr gute Beweglichkeit zeigte, trotzdem aber nicht in einer Vacuole eingeschlossen war, sondern frei im Entoplasma lag. Dabei wühlte es durch Schlagen mit dem Körperende das Plasma wie einen Brei durcheinander, bis es nach einiger Zeit die Bewegung einstellte. Daß hier dem Beutetiere vielleicht der verflüssigende Reiz mangelte, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß ich beobachten konnte, wie ein kleines Exemplar von *A. proteus* ein Rotator derselben Art, wie das eben erwähnte, vergeblich aufzunehmen versuchte und zwar nicht durch Circumvallation, sondern durch Invagination, wobei das Plasma dem lebenden Beutetier dicht anlag.

Für die Möglichkeit und Leichtigkeit der Nahrungsaufnahme ist der augenblickliche Zustand der Amöbe von großer Bedeutung. Am leichtesten und begierigsten wird die Nahrung von rasch fließenden Exemplaren mit hellem, flüssigkeitsreichem Entoplasma

aufgenommen, weit schwerer von zähflüssigen Individuen mit dunklem, körnchenreichem Plasma, das auf Flüssigkeitsarmut der Amöbe schließen läßt, gar nicht von abgekugelten, in völligem Reizzustand befindlichen Tieren, da hier der Nahrungsreiz den die Abkugelung hervorrufenden Reiz des umgebenden Mediums nicht zu überwinden vermag. Bei ungenügender Ernährung der Amöben entwickelt sich leicht ein Circulus vitiosus, da ungenügend ernährte Tiere ein zähes, flüssigkeitsarmes Plasma aufweisen, äußerlich erkennbar an dem dichten Zusammenrücken der Granula, ferner aber das flüssigkeitsärmere, dichtere Plasma viel schwerer Nahrung aufnimmt, so daß derartige Individuen, die einmal einen gewissen Grad der Unterernährung erreicht haben, meist der Degeneration durch Hunger anheimfallen. Es kann jedoch auch überreichliche Ernährung zu einer Schädigung der Amöben führen, was sich bei zu stark, besonders mit zu großer Nahrung — reichlich Paramäcien, Stentoren — belasteten Individuen sehr oft beobachten läßt. Das Plasma ist dann nicht mehr imstande, die überreich im Körper angesammelte Nahrung zu verarbeiten, eine Erscheinung die ich sehr schön an einem operativ entfernten Teilstück einer Amöbe beobachten konnte, bei dem die Nahrungsmenge die Gesamtmasse des Plasmas bedeutend überwog und das dann nach kurzer Zeit degenerierte und zerfiel.

Fig. 7. Excretion unverdauter Nahrungsreste durch *A. proteus*.

Die Excretion der verdauten Nahrung ist bei *A. proteus* sehr hübsch zu beobachten und gleicht sehr dem Vorgang bei der Pulsation der Vacuole. Der nicht mehr verdauliche Nahrungsrest, der keine Affinität mehr zum Plasma besitzt, dessen Adhäsion zum Plasma geringer geworden ist als die Kohäsion desselben, rückt an den Rand des Körpers, die Oberfläche baucht sich vacuolenartig aus, platzt, und der Nahrungsrest wird ausgeworfen, während gleichzeitig Plasma nachschießt und die leere Vacuole ausfüllt (Fig. 7).

Die Tätigkeit der kontraktilen Vacuole ist bei *A. proteus* sehr schön zu studieren. Noch ist man sich über die Funktion,

über die Entstehung und rhythmische Tätigkeit dieses wichtigen Organes bei den Protozoen, vor allem bei den Amöben nicht ganz einig und deshalb soll hier noch einmal näher darauf eingegangen werden. Beschränken wir uns auf die Amöben, so sieht man jetzt allgemein in der pulsierenden Vacuole ein Organ, das beim Stoffwechsel der lebenden Amöbenzelle, vor allem bei der Atmung eine große Rolle spielt, und dem unter anderem die Aufgabe zukommt, die bei der Lebenstätigkeit der Zelle entwickelte Kohlensäure aus dem Plasma aufzunehmen und nach außen zu befördern. Dabei ist die Vacuole kein präformiertes Organ, sondern stellt einen, nach jeder Pulsation stets neu entstehenden Flüssigkeitstropfen dar. Infolge des Strömens des Plasmas erscheint die Vacuole nicht an einen bestimmten Ort gebunden, sondern sie wird, wenigstens solange bis sie eine gewisse Größe erreicht hat, mit dem Plasmastrom fortbewegt. Gegen den Zeitpunkt ihrer Entleerung hin sehen wir sie meist ruhig mehr an der Peripherie des Amöbenkörpers liegen, wodurch sie bei strömenden Tieren allmählich gegen das Hinterende zu verlagert wird, da ja die Plasmamasse, wie wir bei der Besprechung der Bewegung gesehen haben, mittels eines axialen Stromes nach vorn sich verlagert. Ihre Entleerung erfolgt dann meist in der Nähe des Hinterendes, und zwar bei ungeschädigten Tieren in der Regel in einem Intervall von 5—8 Min.

Unterziehen wir nun die Vacuole und ihre Funktionen einer genaueren Untersuchung und wenden uns zunächst der Neuentstehung einer Vacuole zu. Ist bei einer gemächlich strömenden Amöbe die Pulsation erfolgt, so sehen wir nach etwa $^3/_4$—1 Min. meist ganz in der Nähe der Stelle, an der die vorhergehende Vacuole verschwunden, mehrere, meist 3—4 kleine Flüssigkeitströpfchen auftreten, die bald zu zwei und dann zu einem größeren Tropfen zusammenfließen. Diese Art der Entstehung, die schon lange bekannt und auch leicht zu beobachten ist, wurde neuerdings von Metcalf (1911) genauer untersucht. Nach seiner Angabe entsteht die Vacuole immer wieder an derselben Grenzstelle von Ecto- und Entoplasma in einem Haufen von Granula, die, an sich von den übrigen Granula des Amöbenplasmas durch nichts unterschieden, die frühere Vacuole als zusammenhängender Mantel umgeben hatten. Nach der Entleerung der Vacuole rücken die Körnchen zusammen und in diesem Haufen entstehen nun neue Flüssigkeitströpfchen, die bald zusammenfließen, um wieder einen einzigen Tropfen zu bilden, der die Körnchen auseinanderdrängend allmählich heranwächst, wobei wiederum die Granula dicht aneinander liegend ihn gegen das Plasma abgrenzen.

Der Schluß METCALF's nun, daß die Vacuole immer an derselben Stelle entstehe, weil er sie immer in den gleichen Körnchenhaufen beobachtete, ist entschieden viel zu weitgehend, während andererseits die Bedeutung der Körnchen von ihm überschätzt wird. Gegen die Annahme einer ständig fixierten Stelle an der Grenze von Ecto- und Entoplasma spricht einmal der bei strömenden Amöben so gut wie gesetzmäßige RHUMBLER'sche Ento-Ectoplasmaprozeß, nachdem außer dem meist passiv mitbewegten äußersten Hinterende kein Teil des Amöbenkörpers ständig Ecto- oder Entoplasma bleibt, sondern eine stete Um- und Rückwandlung der einen in die andere Plasmaform sich vollzieht. Andererseits konnte ich sehr oft einwandfrei beobachten, daß, besonders bei rasch strömenden Amöben, die neue Vacuole an einer ganz anderen Stelle auftrat, als an der, an welcher die vorhergehende Vacuole verschwunden. Die Beobachtung METCALFS, der stundenlang die Neuentstehung der Vacuole in demselben Körnchenhaufen beobachten konnte, läßt sich meiner Ansicht nach leicht erklären, gibt er doch selber schon einen Fingerzeig, indem er mitteilt, daß bei der Neubildung einer Vacuole in einem abgeschnittenen Amöbenstück, das vorher keine Vacuole enthielt, die neuentstehende Vacuole keinen vorgebildeten Körnchenhaufen antrifft, sondern daß sich die Granula allmählich an den Tropfen anlagern. Bei ruhig und regelmäßig fließenden oder festsitzenden Amöben nun scheint mir der Vorgang einfach folgender zu sein: während des Wachstums des Flüssigkeitstropfens lagern sich aus dem umgebenden Plasma infolge Attraktion Granula an die Oberfläche des Tröpfchens an. Bei der Expression folgen die Körnchen der sich verkleinernden und verschwindenden Tropfenwandung und bilden schließlich einen dichten Haufen, der seinerseits wieder die Bildung neuer Flüssigkeitströpfchen aus dem Plasma begünstigt, die dann zu einer neuen Vacuole zusammenfließen. Bei stilliegenden oder ruhig strömenden Amöben wird der Körnchenhaufen meist ungestört zusammenhalten und immer wieder die Entstehung einer neuen Vacuole begünstigen, bei rasch und stürmisch fließenden Exemplaren jedoch werden die Körnchen auseinandergerissen werden und die erste Flüssigkeitsansammlung da entstehen, wo sie physikalisch am meisten begünstigt wird. Daß die Vacuole bei ruhendem Plasma lange Zeit immer wieder an derselben Stelle entstehen kann, konnte ich gelegentlich des Studiums von Amöben mit geißelartig ausgezogenen Hinterenden beobachten (K. GRUBER, 1911). Während der übrige Amöbenkörper sich in ständigem Strömen befand, zeigte das lange Hinterende völlige Bewegungslosigkeit und wies in seinem

ersten Viertel die kontraktile Vacuole auf, die in regelmäßigem Intervall immer wieder an derselben Stelle entstand. Offenbar fanden sich an der bezeichneten Stelle die Tröpfchenbildung physikalisch begünstigende Verhältnisse, die nicht gestört wurden, da das geißelartige Hinterende nicht mit in den Ecto-Entoplasmaprozeß einbezogen wurde.

Verfolgen wir das Schicksal der Vacuole bis zu ihrer Entleerung, so sehen wir, wie der helle Tropfen im Plasma sich vergrößert, wobei er bei der strömenden Amöbe anfänglich mit in die Bewegung einbezogen wird. Hat die Vacuole dann eine gewisse Größe erreicht, so tritt sie mehr an die Peripherie des Amöbenleibes, legt sich an die ectoplasmatische Wand an und verharrt dort unbeweglich, so daß sie bei der mittels eines Axialstroms vorwärtsfließenden Amöbe allmählich dem Hinterende sich nähert. Die Bilder, die Metcalf bei starker Vergrößerung von dem Vorgang der Entleerung entworfen hat, zeigen sehr schön, wie die Vacuole immer mehr und mehr gegen das Ectoplasma hinrückt, sich schließlich ganz an die Oberfläche der Amöbe anlegt, diese vorwölbt, wobei nur eine ganz feine Pellicula den Vacuoleninhalt vom äußeren Medium trennt. Mit einem Male entleert sich der Inhalt des Tropfens nach außen, wobei die die Vacuolenoberfläche bekleidenden Granula samt dem umgebenden Plasma ziemlich rasch dem entweichenden Tropfen nachschießen. Zum Schluß findet sich nur noch ein enger Spalt im Ectoplasma, umgeben von den oben besprochenen Granula, doch auch dieser schließt sich nach wenig Augenblicken und an seiner Stelle findet man nur noch den Körnchenhaufen, in dem nach Metcalf die neuen Tröpfchen entstehen. Rhumbler (1898) vergleicht mit Recht die Entleerung der Vacuole nach außen mit der Defäkation eines flüssigen Körpers: die Adhäsion zwischen Plasma und dem ausgeworfenen Fremdkörper ist geringer geworden als die Kohäsion des Plasmas und die Adhäsion des Fremdkörpers zum umgebenden Wasser (s. oben).

Über das Zustandekommen des Rhythmus der Vacuole gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Während z. B. O. Hertwig (1909) u. a. kontraktile Elemente annehmen, die die Expression der Vacuole veranlassen, sieht Bütschli (1880) in jeder neuen Vacuole ein völlig neues Gebilde, und zwar einen Flüssigkeitstropfen, der infolge seiner Kleinheit im Verhältnis zum umgebenden Wasser, das man als sehr großen Tropfen auffassen kann, eine sehr hohe Oberflächenspannung besitzt, die wiederum den Tropfen zu verkleinern strebt. Sobald nun die Kommunikation mit dem umgebenden Wasser

zustande kommt, muß es bei der ganz geringen Spannung des äußeren Wassers zur Entleerung kommen. Für *A. proteus* möchte ich mich unbedingt der BÜTSCHLI'schen Auffassung anschließen, die durch den oben beschriebenen Vorgang des Wachstums und der Entleerung sehr schön demonstriert wird. Da nun, wie feststeht, die Vacuole ein Resultat der Stoffwechseltätigkeit der lebenden Zelle, hier der Amöbe ist, so werden bei gleichem Zustand des Tieres in gleichen Zeiten gleiche Mengen von Substanzen erzeugt — kohlensäurehaltiges Wasser usw. — die zur Bildung und Vergrößerung der Vacuole Anlaß geben und die nach RHUMBLER (1898) direkt als die das Spiel der kontraktilen Vacuole inszenierenden, osmotisch wirksamen Substanzen bezeichnet werden können. Daß es sich bei der Expression der Vacuole nicht um kontraktile Elemente handelt, zeigt ferner die Entstehungsmöglichkeit der Vacuole an beliebigen Stellen der Amöbe (s. oben) aus dem Zusammenfluß kleiner Tröpfchen, zeigt ihre sofortige Neubildung in durch Operation abgetrennten vacuolenfreien Amöbenstücken und zeigt schließlich auch ein einfacher Versuch. Bringen wir eine *A. proteus* in starke Wärme, etwa 30°, so bemerken wir eine stetige Zunahme der Vacuolengröße bis auf ein Vielfaches, ohne daß eine Entleerung erfolgt, und erst eine Erholung der Amöbe in kühlem Wasser läßt den ursprünglichen Rhythmus wieder eintreten. Dieser einfache Versuch zeigt einmal, daß die Entleerung der Vacuole nicht auf kontraktilen Elementen beruhen kann, die ja eine derartige Größenzunahme gar nicht zulassen würden, andererseits aber, daß zur Pulsation auch eine Elastizität des Plasmas gehört, ohne die es der Amöbe nicht möglich ist, die Vacuole wie einen zur Defäkation bestimmten Fremdkörper dem Rande zuzuführen und die Entleerung zu bewirken. Denn wie wir bei der Besprechung der Wärmewirkung auf *A. proteus* gesehen haben, hat die intensive Erwärmung von 30° eine ziemlich bald einsetzende und immer zunehmende Starre des Plasmas zur Folge.

Während im allgemeinen ein Intervall von 5—8 Minuten zwischen den einzelnen Pulsationen die Regel bildet, so finden sich häufig doch sehr starke Abweichungen, die man auch experimentell erzeugen kann. Wie wir gesehen haben, hat die Einwirkung intensiver Wärme eine starke Verlangsamung des Rhythmus, die bis zum Stillstand führt, zur Folge. Im Gegensatz dazu findet sich bei geringer Wärmesteigerung eine Beschleunigung der Vacuolenfrequenz infolge gleichzeitiger Steigerung der Stoffwechseltätigkeit, während bei Kälte genau das Gegenteil eintritt. Wie schon des öfteren

auch bei anderen Protozoen beobachtet, hat die Kälte eine Herabsetzung der Stoffwechseltätigkeit der Amöbe zur Folge, und Hand in Hand damit geht natürlich eine starke Verminderung der Vacuolenfrequenz. Erklären sich diese Erscheinungen ohne weiteres aus der physiologischen Aufgabe der Vacuole, so ist ferner die Beantwortung der Frage von großem Interesse, ob die Größe der Vacuole einen bestimmten Einfluß auf die Frequenz des Rhythmus habe. Um darüber Aufschluß zu erhalten, bediente ich mich der operativen Methode, d. h. ich untersuchte die Vacuolen bei künstlich verkleinerten Amöben, und zwar sowohl in kernhaltigen wie in kernlosen Stücken, und verglich ihre Größe und Pulsationsfrequenz mit der der Vacuole der ursprünglichen Amöbe und anderer unoperierter Individuen. Dabei ergibt sich erstens, daß unter normalen Außenbedingungen die Maximalgröße der Vacuole von der Größe der Amöbe abhängig, ihr proportional ist. Sehr stark verkleinerte Amöben zeigen nur ganz kleine Vacuolen, wenig verkleinerte dagegen eine Maximalgröße, die der der Vacuole des Ausgangstieres fast gleichkommt. Zweitens aber zeigt sich, daß die kleinen Vacuolen in verkleinerten Amöben den gleichen Rhythmus besitzen können, wie die großen Vacuolen unoperierter Amöben, was aus folgender Zusammenstellung zu ersehen ist:

1. Kernhaltiges Stück, ziemlich groß, 7 Std. nach der Operation: Rhythmus 8 Min. 30 Sek.

2. Kernhaltiges Stück, Hälfte der ursprünglichen Größe, dunkel, geringe Beweglichkeit, wenig Nahrung: Rhythmus 12 Min.

3. Kernhaltiges Stück, etwa $^3/_7$ der ursprünglichen Größe, nach 6 Std. Rhythmus 10 Min., nach 1 Tag (keine Nahrung) Rhythmus 16 Min., nach 7 Tagen (ganz wenig Nahrung) Rhythmus über 20 Min.

4. Kernhaltiges Stück, etwa $^1/_6$ der ursprünglichen Größe, 8 Tage nach der ersten Operation, der noch drei Nachoperationen folgten, gut beweglich, reichlich frische Nahrung: Rhythmus 8—9 Min.

5. Kernhaltiges Stück, ursprünglich auf $^1/_{10}$ operiert, auf $^1/_4$—$^1/_5$ der Ausgangsgröße herangewachsen, sehr beweglich, Nahrung: Rhythmus 5,5—7,5 Min.

Wir ersehen aus diesen Befunden, daß die kleinen Vacuolen verkleinerter Amöben den normalen Rhythmus der Vacuolen der *A. proteus* zeigen, vorausgesetzt, daß sie sich in gutem Ernährungs- und Bewegungszustand befinden. Ist der Stoffwechsel gestört, wie in Fall 2 und 3, so wird die Frequenz herabgesetzt, ohne daß jedoch die Vacuole größer wird, d. h. bei gestörtem Allgemeinzustand werden weniger Stoffwechselprodukte aus dem Plasma abgeschieden, die

Füllung der Vacuole erfolgt langsamer und die Frequenz der Pulsation sinkt herab. Ein weiterer Beleg dafür ist das Verhalten der Vacuole in kernlosen Stücken, in denen ja auch infolge des Wegfalls des Stoffaustausches zwischen Kern und Plasma der Stoffwechsel herabgesetzt wird. Wir finden hier eine mehr oder weniger starke Verminderung der Frequenz, wie aus folgenden zwei Beispielen zu ersehen:

1. Kernloses Stück, ca. $^1/_2$ der ursprünglichen Größe, ganz gute Beweglichkeit, keine Nahrung, 3 Tage nach der Operation: Rhythmus 15 Min.

2. Kernloses Stück, $^1/_3$ der ursprünglichen Größe, leicht kugelig, 6 Std. nach der Operation: Rhythmus 40 Min.

Zusammenfassend sehen wir also, daß die pulsierende Vacuole der *A. proteus* einen Flüssigkeitstropfen darstellt, der wie ein Fremdkörper in bestimmten Intervallen ausgepreßt wird und an beliebigen Stellen des Amöbenkörpers neu entstehen kann. Der Rhythmus der Vacuole ist durch Wärme und Kälte beeinflußbar, nicht aber durch die operative Verkleinerung der Amöbe, vorausgesetzt, daß der Bewegungs- und Ernährungszustand des Teilstücks intakt ist. Bei Störung dieses Zustandes jedoch finden wir eine Herabsetzung der Pulsationsfrequenz.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der *A. proteus* sind bis jetzt durchaus nicht ganz geklärt, und die Mitteilungen in der Literatur noch recht spärlich, soweit es sich um die genaueren Vorgänge bei der Vermehrung, wie Kernteilungsfiguren oder Fortpflanzungscyklus handelt. Über den Kernteilungsvorgang bei *A. proteus* finden sich Mitteilungen von A. GRUBER (1885 c), AWERINZEW (1904), die aber auch keine genauere Beschreibung der Caryokinese bringen. Der Grund, warum es fast unmöglich erscheint, den Kernteilungsvorgang bei *A. proteus* zu beobachten und zu fixieren, liegt wohl darin, daß die Teilungsintervalle ziemlich lang sind, mindestens einen Tag, daß die Amöbe keine besonderen Vorbereitungen zur Teilung trifft, der Teilungsakt selbst dann wahrscheinlich sehr schnell vorüber geht. Auch ist die Amöbe sehr abhängig von den äußeren Bedingungen, die geringste Veränderung oder Störung, wie starke Belichtung bei fortgesetzter Beobachtung im Mikroskop, kann die Teilung hintanhalten. Obwohl ich auf die verschiedenste Weise weit über tausend Exemplare fixierte, konnte ich keine einwandsfreie Kernteilungsfigur erhalten. Neben der Vermehrung durch einfache Teilung kommt noch eine Fortpflanzung mit Encystierung und multipler Teilung vor, die SCHEEL (1899) entdeckt hat und die

Metcalf (1910) wiederum ausführlich beschreibt. Metcalf konnte jedoch den Lebenszyklus von *A. proteus*, der sich anscheinend aus ungeschlechtlicher einfacher Teilung und aus Encystierung mit Bildung von Schwärmsporen, von denen ein Teil direkt, der andere nach nochmaligem multiplem Zerfall und Copulierung heranwächst, nicht einwandfrei schließen, ebensowenig genauere Beschreibungen von Kernteilungsvorgängen geben, deren Darstellung er für eine ausführlichere Arbeit in Aussicht stellt. Das einzige, was ich bei der Fortpflanzung der *A. proteus* sah, ist die Erscheinung, daß wir, wie bei sehr vielen daraufhin untersuchten Infusorien, auch hier Verschiebungen der Volumverhältnisse von Kern und Plasma zwischen zwei Teilungen finden, wie sie R. Hertwig (1908) in seinen Arbeiten über Kernplasmarelation festlegt, nämlich während des Wachstums eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas kurz vor der Teilung, dann ein sehr starkes Anwachsen des Kernes und nach der Teilung ein anfänglich sehr starkes Absinken der Kerngröße. Da ich jedoch bei diesen Beobachtungen die Teilung selbst nicht mit untersuchen konnte, möchte ich diese Angaben vorerst mit einer gewissen Reserve machen.

Eine eigenartige Vermehrung der *A. proteus* beschreibt Štolc (1906). Er beobachtete das Auftreten mehrkerniger Formen, besonders bei Änderung des Mediums, bei Alter der Kultur oder ungünstiger Jahreszeit, wobei diese Formen jedoch nach einer Anzahl von Teilungen wieder einkernige Individuen entstehen ließen. Diese mehrkernigen Formen sollen durch einteilige Kernvermehrung oder durch Verschmelzung einkerniger Individuen entstehen. Auf diesen Beobachtungen baut nun Štolc eine ziemlich weitgehende Theorie auf, die er mit dem Namen „Plasmodiogonie“ bezeichnet; da die Bildung von neuem Plasma von der Anwesenheit und Tätigkeit des Kernes abhängig ist, muß eine zweikernige Form zweierlei Plasma enthalten. Umgekehrt wirkt nun das Plasma auf die Kerne, und dieser Einfluß kann auf die verschiedenen Kerne ein verschiedener sein. So können ursprünglich gleiche Kerne sich differenzieren, ursprünglich ungleiche Kerne noch ungleicher werden. Daher werden aus mehrkernigen Formen mehr oder minder stark differente neue einkernige Individuen entstehen. Štolc sieht in der Plasmodiogonie die Anbahnung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Erzielung größerer Differenz der Nachkommen. Diese Theorie erscheint doch etwas wenig gestützt. Einmal ist es wahrscheinlich, daß es sich bei der Entstehung von mehrkernigen Formen, sehr oft wenigstens, um einen pathologischen Prozeß handelt, da diese Mehrkernigkeit

meist in älteren, oft schon geschädigten Kulturen auftritt, zweitens aber ist die Annahme von mehrerlei differenziertem Plasma sehr hypothetisch, da unsere Kenntnis von der feineren biologischen und chemischen Beschaffenheit des Plasmas noch sehr gering ist, da außerdem eine Scheidung in verschiedene Plasmaarten bei der starken Durcheinandermengung während der Bewegung, bei der fortwährenden Umwandlung von Ecto- in Entoplasma und umgekehrt sehr unwahrscheinlich ist. Weit näher liegt die Annahme, daß bei der Entstehung mehrkerniger Formen aus Einkernigen durch Kernteilung die Plasmateilung infolge irgendwelcher, allerdings nicht genauer zu präzisierender Schädlichkeiten unterdrückt wurde. Für eine Deutung der Mehrkernigkeit im Sinne einer Degenerationserscheinung spricht sich auch PRANDTL (1907) aus in seiner Arbeit über die physiologische Degeneration der *A. proteus*. Bei PRANDTL entstanden die meisten mehrkernigen Formen aus dem Zusammenfließen einkerniger Amöben, während in den Fällen von ŠTOLC und mir in kontrollierten Einzelkulturen mehrkernige Formen durch alleinige Kernteilung sich bildeten. Einen seiner Fälle glaubt auch PRANDTL auf diese Entstehungsart zurückführen zu können. Seine Annahme jedoch, daß hier die Kerne auf amitotischem Wege entstanden seien, scheint mir sehr unsicher, solange nicht sichere Beobachtungen und Bilder amitotischer Teilungen bei *A. proteus* vorliegen. Auch zeigten bei den in meinen Kulturen beobachteten Fällen die einzelnen Kerne stets gleiche Größe, was eher für eine Entstehungsweise auf Grund einer mitotischen Teilung sprechen würde, während PRANDTL für seine Kerne zum Teil ungleichartigen Bau angibt. Ein sicherer Entscheid in diesen noch durchaus ungeklärten Fragen wird erst zu fällen sein, wenn wir im Besitz der genauen Kenntnis der Fortpflanzungs- und Teilungsverhältnisse der *A. proteus* sein werden, die uns heute noch fehlt.

Die Aufgabe der folgenden operativen Experimente an *A. proteus* ist die, neues Tatsachen- und Beobachtungsmaterial für das große Studiengebiet der Wechselbeziehung von Kern und Plasma zu schaffen. Vor allem soll auch untersucht werden, ob mittels der operativen Methode sich nicht auf einfacher Weise eine direkte Einwirkung der willkürlich veränderten Plasmagröße auf die Größe des Kernes nachweisen läßt, ob sich nicht auf diesem Wege ein neuer sicherer Beweis für das Bestehen und Wirken der R. HERTWIG'schen Kernplasmarelation erbringen läßt.

Die operative Methode ist schon von vielen Forschern an den verschiedensten Protisten angewandt worden, ich erwähne hier Brandt (1877) an *Actinosphaerium*, Nussbaum (1884; 1886) an ciliaten Infusorien, A. Gruber (1885, 1886) an *Stentor coeruleus* und *Amoeba proteus*, Balbiani (1889) an ciliaten Infusorien, Verworn (1888, 1889, 1891) an den verschiedensten Protisten, Hofer (1889) an *A. proteus*, Štolc (1910) an *A. proteus*. Außerdem sind gelegentlich noch von manchen Autoren operative Eingriffe an Protozoen vorgenommen worden, die Resultate sind jedoch nicht von Bedeutung oder haben für die vorliegende Arbeit kein Interesse. Alle citierten Arbeiten beschäftigen sich mit der Lösung der Frage des Einflusses des Kernes auf die Funktionen des Protoplasmas der lebenden Zelle. Fassen wir die Resultate, zu denen die einzelnen Forscher bei ihren Untersuchungen gekommen sind, zusammen, so ergibt sich trotz der Fülle des Materials eine volle Übereinstimmung der Ansichten nur in folgenden Punkten:

1. Kernlose Teilstücke bleiben wohl kürzere oder längere Zeit nach der Operation lebensfähig, verfallen jedoch früher oder später ausnahmslos dem Tod.

2. Ein Vermögen der Regeneration verloren gegangener Teile kommt dem kernlosen Teilstück im allgemeinen nicht zu, nur in ganz besonderen Fällen.

3. Neubildung und Tätigkeit der pulsierenden Vacuole sowie die Excretion erfolgen auch in kernlosen Teilstücken.

Was nun die Aufnahme von Nahrung durch kernlose Teilstücke betrifft, so bejahen die meisten Autoren diese Frage. Strittig ist dagegen immer noch, ob dem kernlosen Plasma von sich aus eine verdauende Wirkung zukommt, während nach allgemeiner Ansicht die Assimilation der Nahrung und die Bildung neuer Körpersubstanz im kernlosen Stück nicht erfolgen kann. Durchaus entgegengesetzt jedoch sind die Meinungen über den Einfluß des Kernes auf die Bewegung. Während ein Teil der Autoren im Kern ein Zentralorgan sieht, das ordnend auf die Bewegungen des Protisten wirkt, leugnen andere durchaus eine direkte Wirkung des Kernes auf die Bewegung der Zelle, indem sie sich auf die Beobachtung stützen, daß kernlose Teilstücke dieselben Bewegungen ausführen können, wie der kernhaltige Teil oder das unversehrte Tier.

Es sollen nun die Beobachtungen und Resultate, die in vorliegender Arbeit mittels der operativen Methode an *A. proteus* gewonnen wurden, folgen.

Methode: Zur künstlichen Teilung der Amöben benützte ich eine scharfe Lanzettnadel. Dabei wurden die Tiere nicht, wie sonst üblich, aus der Kultur auf einen Objektträger gebracht und dort operiert, sondern das jeweilige Versuchsexemplar wurde aus der Hauptkultur in ein Uhrschälchen gebracht und die Durchschneidung unter dem Wasser vorgenommen, wodurch die auf dem Objektträger leicht eintretende Gefahr des Zerfließens der Amöbe völlig vermieden wird. Meistens wurden die zu untersuchenden kernhaltigen und kernlosen Teilstücke in nahrungshaltigem Kulturwasser von möglichst derselben Beschaffenheit, wie das der Ausgangskultur, belassen, da die Erfahrung zeigte, das damit die besten Resultate erzielt wurden. Überhaupt ist die Zusammensetzung, der Zustand des verwendeten Kulturwassers eine der wichtigsten Bedingungen für den Erfolg der Untersuchungen, denn es ist geradezu überraschend, wie abhängig das Verhalten der Amöben von der Beschaffenheit des Kulturwassers sich erweist. Oft ist es reiner Zufall, daß man gerade ganz günstiges Wasser für die Kulturzwecke erhält. Sehr gut bewährt hat sich abgestandenes Leitungswasser, ferner frisches Seewasser — also vor allem ein kalkarmes Medium. Faulige Beschaffenheit, stärkerer Kohlensäuregehalt ist schädlich für die Kultur, während andererseits eine Durchlüftung des Wassers vor der Verwendung auch keine Vorteile bietet. Um es zu wiederholen, es zeigt sich eine außerordentliche Abhängigkeit der Lebensäußerungen der Amöben vom umgebenden Kulturwasser und man muß daher bei der Beurteilung von Erscheinungen an operierten wie an unoperierten Tieren mit großer Vorsicht vorgehen und stets die Beschaffenheit des umgebenden Mediums in Betracht ziehen. Um nur zwei Beispiele vor der ausführlichen Besprechung vorweg zu nehmen: eine Zeitlang zeigten sich bei der Beobachtung kernloser Stücke meist dauernd zur Abkugelung neigende Formen, nach Verwendung eines anderen, anscheinend günstigeren Kulturwassers fanden sich dann bei den kernlosen Stücken sehr viele, den kernhaltigen Teilen in Bewegung und Aussehen ähnliche Formen, oder: längere Zeit hatte ich oft mit Schwierigkeiten zu kämpfen, um stärker operierte kernhaltige Amöben zu energischerer Nahrungsaufnahme zu bringen, bei Verwendung geeigneteren Wassers zeigte sich auch bei stark operierten Tieren große Freßlust. Andererseits aber zeigt, wie hier vorweggenommen sei, die Tatsache, daß kernlose Stücke nur unter ganz günstigen Umständen der normalen Amöbe ähnliche oder gleiche Formen zeigen, daß durch den Kernverlust eine Beeinflussung

der Bewegung erzielt wurde — in welcher Weise soll weiter unten untersucht werden.

Die Frage, welche bei der Untersuchung des Einflusses des Kernes auf die Bewegung zu entscheiden, ist die: steht die Plasmabewegung unter dem direkten Einfluß des Kernes oder ist für ihr Zustandekommen die Wirkung des Kernes ohne Bedeutung. Während nun Hofer aus den Resultaten seiner Beobachtungen und Experimente den Schluß zieht, daß dem Kern ein direkter, richtender Einfluß auf die Bewegung zukomme, stehen A. Gruber, Balbiani, Verworn und Štolc auf dem Standpunkt, daß die Bewegungsäußerungen des Plasmas unbeeinflußt vom Kern vor sich gehen. A. Gruber, Balbiani, Verworn hatten hauptsächlich mit Infusorien experimentiert, und in der Tat zeigten auch hier kernlose Teilstücke dieselbe Bewegung wie kernhaltige. Aber schon A. Gruber hatte an *A. proteus* beobachtet, daß kernlose Teilstücke sich gleich nach der Operation abkugeln, um nicht mehr zu normaler Beweglichkeit zurückzukehren, ein Verhalten, das im Widerspruch steht zu dem der meisten anderen Protozoen, während dann Hofer an Hand ausgedehnter Untersuchungen als Resultat erhielt, daß kurz nach der Operation sich die normale Beweglichkeit erhält, dann abklingt, um erst nach längerer Zeit, aber in weit geringerem Maß sich wieder einzustellen. Da Verworn in seinen Berichten keine Angaben über die Dauer der Beweglichkeit nach der Operation gemacht hatte, Hofer aber auch bei gut verdauenden und normale Excretion aufweisenden Amöbenteilen diese Bewegungsreduktion fand, so zieht dieser den Schluß, daß es sich bei den Resultaten Verworn's um eine Nachwirkung des Kernes, wie er sie selbst bei Amöben gefunden, gehandelt habe. Nun hat aber in neuester Zeit Štolc unter ganz günstigen Bedingungen auch bei kernlosen Teilen von *A. proteus* und zwar mehrere Tage nach der Operation scheinbar Festhaften mit Kriechen (Gleichgewichtszustand) und Flottieren mit ausgestreckten Pseudopodien (Reizzustand) beobachtet, wogegen Grosse-Allermann (1909) an *A. proteus* ähnliche Verhältnisse wie Hofer vorfand, bei *A. terricola* dagegen einen Unterschied zwischen kernhaltigen und kernlosen Individuen erst nach 8—9 Tagen. Hier liegen unbedingt, trotz der stets durchaus einwandfreien Untersuchungen, Widersprüche vor, deren Erklärung im folgenden gesucht werden soll.

Die vorliegenden Durchschneidungsexperimente wurden nun unter verschiedenen Bedingungen ausgeführt und die erhaltenen Teilstücke in Kulturwässern von verschiedener Beschaffenheit ge-

halten. Ferner wurde für die Beurteilung der Ergebnisse in Betracht gezogen die Größe des Teilstücks, die Beschaffenheit der Amöbe vor der Operation, ferner ob der Schnitt schonend oder gewaltsam ausgeführt wurde. Das Kulturwasser wurde vor Gebrauch entweder filtriert oder aber mit Nahrung versehen, es wurde häufiger oder seltener gewechselt — kurz, es wurde versucht, das Verhalten des Teilstücks unter den verschiedensten, aber immer möglichst günstigen Bedingungen zu beobachten, um dabei auch die für die Weiterkultivierung der Teilstücke geeignetsten Verhältnisse herauszufinden. Die Resultate sind nun nicht durchaus exakt, denn eine genaue Definierung der jeweiligen Bewegungsart der Amöbe ist nicht gut möglich, und außerdem finden sich von der völligen Abkugelung bis zur Verästelung des Körpers, von der stark schrumpfeligen Oberfläche bis zur ganz glatten unendlich viele Übergänge. Die folgende Zusammenstellung soll daher vor allem zeigen, daß bei kernlosen Amöben zu den verschiedensten Zeitpunkten die verschiedensten Bewegungszustände möglich sind, unter der Voraussetzung natürlich, daß man immer intakte Amöben zur Durchschneidung verwendete und daß die zugehörigen kernhaltigen Teile sich jeweils gleichzeitig in gutem Zustand befanden.

Verhalten von kernlosen Stücken:

1. direkt nach der Operation (bis etwa 15 Min.):

Es zeigen 25 Exemplare von insgesamt 44 deutliche Schrumpfelung der Oberfläche oder Neigung zur Abkugelung, 19 ziemlich glatte bis völlig glatte Oberfläche, gestreckten oder verzweigten Körper. Dabei tritt die Schrumpfelung entweder sofort nach der Operation oder erst einige Zeit nachher ein; einige Amöben suchen schon bald wieder normale Form anzunehmen, andere wieder kugeln sich ab. Eine Anzahl zeigt gute Beweglichkeit, andere starke Reduktion oder Aufhören des Strömens. 5 Exemplare haften an der Unterlage fest.

2. 15 Min. bis etwa 1 Std. nach der Operation 25 Exemplare Schrumpfelung und Neigung zur Abkugelung, 19 dagegen ziemlich normales Aussehen, wobei mehrere, die nach der Operation gutes Aussehen gezeigt hatten, jetzt zur Abkugelung neigen und umgekehrt.

3. 1 Tag nach der Operation finden sich 18 Exemplare abgekugelt, 15 mit lappigen Pseudopodien, entweder ruhig, oder träg oder gut beweglich, 13 mit länglichem Körper oder ganz guten Pseudopodien, von verschieden intensiver, meist ganz guter Beweglichkeit. 1 Exemplar haftete fest. Ähnliche Zahlenverhältnisse

finden sich in den folgenden Tagen und stets gleich verschiedene Bewegungsverhältnisse wie am ersten Tag; natürlich zeigen die äußerlich am normalsten aussehenden Individuen die intensivste Beweglichkeit. Es seien hier nur noch kurz die Beobachtungen einiger Tage wiedergegeben:

2. Tag: kugelig 14, lappig 10, annähernd normal 7,
3. „ „ 8, „ 9, „ „ 8,
4. „ „ 6, „ 9, „ „ 9 usw.

Die Lebensdauer der kernlosen Teilstücke konnte ich bis auf 14 Tage bringen, ähnlich wie Hofer, während Štolc kernlose Amöben bis zu 30 Tagen lang lebend erhielt.

Man ersieht aus dieser kurzen Zusammenstellung, daß es unmöglich ist, hieraus ein gesetzmäßiges Verhalten festzustellen. Man könnte nun den Einwurf machen, daß ein Teil der kernlosen Stücke sich in Degeneration befand und darum abweichendes Verhalten zeigte; ich fand jedoch auch bei ganz gleich gut erhaltenen Teilstücken verschiedenes Verhalten. Trotz aller dieser Verschiedenheiten zeigen in meinen Versuchen sämtliche kernlosen Teilstücke dennoch eine gemeinsame, vom kernhaltigen abweichende Eigenschaft, nämlich eine Reduktion der Bewegungsintensität verbunden

Fig. 8. Verhalten von kernhaltigem und kernlosem Fragment von *A. proteus* kurz nach der Durchschneidung. a. sofort nach der Operation, b. 4 Min. nach der Operation, c. 6 Min. nach der Operation. d. kernloses 20 Min. nach der Operation. (Kernhaltiges wie bei b und c.)

mit einem auch von Hofer als charakteristisch angegebenen scheinbar ungeordneten ruckweisen Strömen. Charakteristisch für den größten Teil der kernlosen Amöben ist ferner eine bald sofort, bald einige Zeit nach der Operation eintretende Schrumpfelung der Oberfläche, die sich nach einiger Zeit wieder verwischt, indem sich die Amöbe entweder abkugelt oder allmählich wieder einigermaßen normale Form annimmt (Fig. 8). Diese Schrumpfelung könnte auf

einer von der Operation herrührenden Reizwirkung beruhen, denn auch kernhaltige Teile zeigen manchmal ganz kurze Zeit hindurch sofort nach der Operation dasselbe Verhalten. Während nun die kernhaltige Amöbe den Reizzustand rasch überwindet, führt er bei der kernlosen zum völligen Reizzustand, zur Abkugelung, oder aber auch zu einer, wenn auch langsamen Überwindung des Reizes und einem Ausgleich. Bemerkenswert ist ferner, daß sich bei meinen Versuchen in den meisten, bei Hofer dagegen in allen Fällen ein Verlust der typischen Oberflächenklebrigkeit der *A. proteus* verzeichnen ließ. In einzelnen, sehr günstigen Fällen fand ich, wie schon in der Zusammenstellung vermerkt, ein wenn auch nicht sehr energisches Festhaften auch der kernlosen Teilstücke am Boden, sowie ein rasches Fließen, das noch einige Zeit nach der Operation anhielt. In den meisten Fällen jedoch wurde, wie erwähnt, eine starke Reduktion der Bewegungsintensität beobachtet sowie eine Art des Strömens, die direkt charakteristisch für die kernlosen Amöben erscheint. Während bei der kernhaltigen *A. proteus* meist ein gleichmäßiger Axialstrom eine Zeitlang anhält, um dann ohne besondere Pause seine Richtung zu ändern oder sich in Nebenströme (Pseudopodien) aufzulösen, sehen wir auch bei relativ sehr gut beweglichen Individuen ein plötzlich einsetzendes ruckweises Fließen, das nur kurze Zeit anhält. Mit einem Male hört die Bewegung auf, es tritt eine Zeitlang Ruhe ein, dann plötzlich beginnt das Strömen von neuem, entweder in derselben oder in entgegengesetzter Richtung. Dieses scheinbar ziellose ungeordnete Strömen des Plasmas ist ungemein charakteristisch und findet sich nie bei normalen Amöben. Nur in ganz wenigen Fällen, in denen sich auch ein Festhaften am Boden fand, konnte ich ein dem normalen Strömen vergleichbares Fließen der kernlosen Stücke nachweisen, während Štolc in vielen Fällen eine der normalen genaue gleiche Art der Bewegung angibt.

Läßt sich nun aus dem besprochenen Verhalten kernloser Teilstücke von *A. proteus* auf einen Einfluß des Kerns auf die Bewegung schließen oder nicht? Ich möchte die Frage unbedingt mit „Ja“ beantworten. Die Beweglichkeit erscheint in allen meinen Fällen herabgesetzt, wie ja auch in den Beobachtungen Hofer's und Grosse-Allermann's. Wenn nun Štolc bei kernlosen Stücken eine der der kernhaltigen genau gleiche Bewegungsart und -intensität nachweisen konnte, so zeigt das nur, daß er in der Lage war, unter äußerst günstigen Bedingungen seine Untersuchungen vorzunehmen und durch diese so günstigen Verhältnisse die Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit des kernlosen Plasmas auf äußere Reize, die ja die Be-

wegung hervorrufen, möglichst hintanzuhalten. Das zeigt sich schon darin, daß seine kernlosen Amöben eine so lange Lebensdauer und eine ziemlich rege Freßlust zeigten. Den Aufschluß für diese an sich eigenartigen Erscheinungen können wir meines Erachtens in dem Satze Verworn's (1909) finden, daß alle Lebensäußerungen der Zelle auf einer Wechselbeziehung zwischen Kern und Plasma beruhen, daß beide in gleicher Weise als notwendige innere Lebensbedingungen am Zustandekommen der Lebensäußerungen beteiligt sind. Nun beruht die Amöbenbewegung nach Verworn auf einem wechselnden Chemotropismus der Plasmateile zu umgebendem Sauerstoff und Nahrung, andererseits zu Stoffen, die im Plasma unter Mithilfe des Kerns gebildet werden. Wird nun der Kern eliminiert, so fällt offenbar ein Faktor der Plasmabewegung fort, die Bewegung wird gestört und wird ein von der normalen abweichendes Verhalten

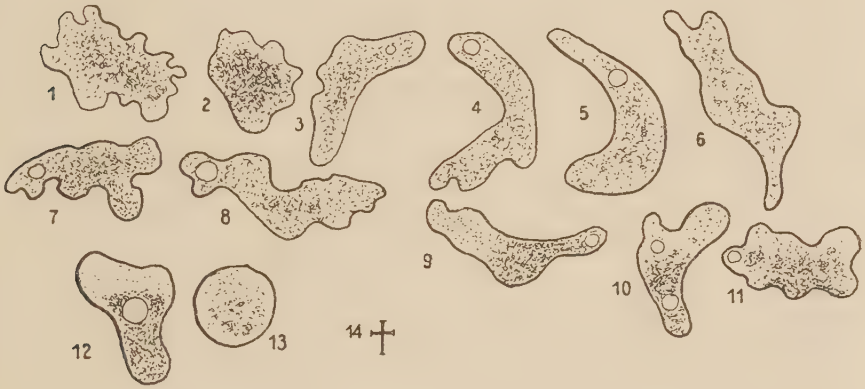


Fig. 9.
Verhalten eines kernlosen Fragments von *A. proteus* während 13 Tagen. Vom 9. Tage ab Anzeichen einer beginnenden Degeneration (unregelmäßige Körnchenverteilung im Plasma). Bis zum 11. Tage dem normalen Verhalten ähnelnde Bewegungsformen.

zeigen. Mit dem Fehlen des Kerns kommen Stoffe in Wegfall, die der Kern in der normalen Amöbe an das Plasma abgibt, die Zusammensetzung des Plasmas wird eine andere sein, desgleichen die Reizbarkeit durch äußere Einflüsse. Infolgedessen ist die Bewegung des kernlosen Stückes verschieden von der des kernhaltigen, sie ist herabgesetzt, wie die Versuche von Hofer und mir zeigen, was auf eine Verminderung der Reizbarkeit des Plasmas schließen läßt, vielleicht auch auf eine leicht eintretende Überreizbarkeit durch Schädlichkeiten der Umgebung, die der normalen Amöbe nichts anhaben.

Nur unter den allergünstigsten Verhältnissen, wie ich sie ganz selten, ŠTOLC degegen häufiger erzielen konnte, gelingt es auch beim kernlosen Plasma dem normalen ähnliche Bewegungsformen zu erzielen (Fig. 9). Daß dies aber nur in ganz günstigen Fällen möglich ist, beweist eben, daß das kernlose Stück gewisse, zur Bewegung nötige Faktoren verloren hat. Um eine Nekrobiose, wie VERWORN will, kann es sich bei der Reduktion der Bewegung nicht handeln, wie schon HOFER einwandfrei dargelegt hat, da seine kernlosen Amöben die übrigen vitalen Funktionen tadellos zeigten. Näher kommt schon GROSSE-ALLERMANN der richtigen Deutung, wenn er unter Leugung eines direkten Kerneinflusses angibt, daß sich die infolge des Verlustes des Kernes eintretende Lähmung anderer physiologischer Funktionen in einer Reduktion der Bewegung kundgebe. Nicht zu unterschätzen für die Beurteilung des Verhaltens kernloser Amöbenfragmente ist die jeweilige Größe des Teilstückes, wobei als Regel anzusehen ist, daß, je größer die kernlose Amöbe, desto stärker auch die Neigung der kernhaltigen ähnliche Bewegung zu äußern. Daß eine möglichst schonende Operation ohne bedeutende Quetschung, sowie ein an sich guter Zustand des Ausgangstieres zur Erzielung günstiger Resultate notwendig sind, ist ohne weiteres verständlich.

Zusammenfassend führen die Betrachtungen zu folgendem Schluß: Der Kern hat unzweifelhaft einen Einfluß auf die Bewegung der Amöbe. Dieser Einfluß ist weder ein direkter im Sinne eines Zentralorgans, noch ein indirekter in dem Sinne einer Art von Nekrobiose, so daß mit dem Erlöschen der vitalen Funktionen des kernlosen Plasmas auch die Bewegung herabgesetzt werde. Es bildet vielmehr der Kern einen wichtigen Teil in dem Bewegungsorganismus der Zelle durch Produktion von Stoffen, die für das Zustandekommen von Bewegung von Bedeutung sind. Wird der Kern aus diesem Mechanismus eliminiert, so wird, wie wenigstens sämtliche von mir beobachteten Fälle zeigen, die Bewegung eine ungeordnete, scheinbar ziellose, da die normale Reaktion des Plasmas auf äußere Reize, die ja die Bewegung herrvorufen, infolge des Verlustes der Kernstoffe anscheinend gestört wird, während andererseits die Widerstandskraft des kernlosen Plasmas gegen schädliche äußere Einflüsse gegenüber dem kernhaltigen stark herabgesetzt wird.

Die Beobachtungen über die Aufnahme von Nahrung durch kernlose Amöbenteile gehen bei den Autoren auseinander. So konnte HOFER in keinem Falle die Aufnahme von Nahrung durch kernlose Stücke feststellen und er glaubte annehmen zu dürfen, daß infolge des Verlustes der Klebrigkeit der Amöbenoberfläche eine Aufnahme

unmöglich sei. Während Stolc nun im Gegensatz dazu ziemlich häufig eine regelrechte Aufnahme lebender Nahrung beobachten konnte, fand ich lange Zeit keine derartige Erscheinung, bis ich endlich an einem in gutem Zustand befindlichen kernlosen Stück den Fang eines Infusors verfolgen konnte (Fig. 6). Daß bei den Stolc'schen Versuchen Nahrungsaufnahme eintrat, ist sehr leicht erklärlich, denn hier zeigten ja die unter glücklichsten äußeren Umständen gehaltenen kernlosen Teile den normalen Amöben anscheinend analoge Bewegungen, vor allem besaßen sie noch die Fähigkeit des Festhaftens an der Unterlage. Infolgedessen lag kein Hinterungsgrund vor, Beutetiere z. B. auf dem Wege der Circumvallation einzufangen. Es ist jedoch nicht einmal notwendig, daß die Amöben am Boden festhaften, denn in dem erwähnten Falle aus meinen Kulturen flottierte die kernlose Amöbe frei im Wasser und fing dennoch dabei ein Infusor mittels Circumvallation. Je günstiger also die äußeren — Kulturwasser, schonenden Operation — und inneren — Größe des Stückes, Zustand der Ausgangsamöbe — Bedingungen sind, desto größer ist die Möglichkeit, daß durch kernlose Amöben Nahrung aufgenommen wird.

Über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung finden wir in der Literatur ebenfalls etwas widersprechende Angaben. Während sich A. Gruber und Balbiani eher gegen einen Einfluß des Kerns auf die Verdauung aussprechen, kommt Hofer auf Grund sehr eingehender Untersuchungen mit Anwendung der Vitalfärbung zum Schluß, daß der Kern für das Verdauungsvermögen des Plasmas insofern von Einfluß ist, als es dem Plasma nur unter der Mitwirkung des Kerns möglich ist, verdauende Sekrete zu produzieren. Denn Hofer fand, daß bei den kernlosen Amöben Nahrungseinschlüsse nur bis zu einem gewissen Grad verdaut wurden und dann nach einer bestimmten Zeit ausgeworfen, obwohl noch genügend verwertbare Substanz in dem Nahrungseinschluß vorhanden war. Diese Defäkation wird dann eintreten, wenn der Nahrungskörper — gleich wie ein unverdaulicher Fremdkörper — keinen chemischen Reiz mehr auf das Plasma ausüben kann, da die den Reiz bedingenden Verdauungssäfte im Plasma nicht mehr vorhanden, aufgebraucht sind und anscheinend nicht von neuem gebildet werden. Ganz genau dieselbe Erscheinung konnte ich wunderschön an einem kernlosen Amöbenstück beobachten, das bei der Operation einen nur leicht angedauten *Coleps* mitbekam. Während 6 Tagen wurde der *Coleps* in der Amöbe beobachtet und eine stetige, ganz geringe Verkleinerung beobachtet, bis am 7. Tag bei der Durchmusterung sich der anscheinend immer noch der Verdauung zugängliche Nahrungskörper

außerhalb der Amöbe am Boden des Kulturgläschens liegen fand. Auch in vielen anderen Fällen zeigte sich je nach der Größe der Nahrungskörper eine teilweise oder völlige Verdauung. Es liegt nun der Schluß nahe, dem Vorgange Hofer's folgend anzunehmen, daß nach der Entfernung des Kerns aus dem Plasma noch verdauende Sekrete zurückbleiben, die aber, einmal aufgebraucht, ohne Mithilfe des Kerns nicht mehr neugebildet werden können. Im Gegensatz dazu stehen die Beobachtungen von Štolc, der an kernlosen Amöben eine mehrfache, oft mehrere Tage auseinanderliegende Nahrungsaufnahme durch ein und dasselbe Exemplar und völlige Verdauung der Nahrung beschreibt. Seiner Ansicht nach handelt es sich hier nicht nur um eine Nachwirkung noch vorhandener Sekrete, sondern es kommt auch dem kernlosen Plasma die Fähigkeit zu, verdauende Säfte zu produzieren. Neue Substanz aufzubauen, die verdaute Nahrung in Körpersubstanz umzusetzen, ist nach Štolc der Amöbe nur mit Hilfe des Kerns möglich, denn auch seine kernlosen Fragmente zeigten trotz günstigsten Verhaltens keine Größenzunahme und verfielen nach spätestens 30 Tagen alle dem Tode. Ob in den Fällen von Štolc das Plasma wirklich trotz Kernmangels neue Verdauungssäfte erzeugt hat, ist m. E. durch theoretische Überlegung nicht zu entscheiden und der Frage auf chemischem Wege näher zu treten, dazu fehlen uns noch die Methoden. Wahrscheinlich kommt mir ein Vermögen des Plasmas, ohne Hilfe des Kerns verdauende Säfte zu produzieren, nicht vor, viel eher glaube ich, daß auch hier wieder der äußerst günstige Zustand der Štolc'schen Fragmente einen sparsamen Verbrauch und ein langes Verweilen der noch zur Zeit der Kernhaltigkeit im Plasma gebildeten verdauenden Substanzen ermöglichte. Sicherlich kommt auch hier dem Allgemeinzustand des Amöbenstückes eine große Bedeutung zu, ebenso wie bei der Bewegung.

Die Tätigkeit der kontraktilen Vacuole und ihre Abhängigkeit vom Kern ist ebenfalls von Hofer genauer untersucht worden. Hofer konnte feststellen, daß auch im kernlosen Teilstück die Vacuole neu gebildet wird, daß sie auch hier einen Rhythmus zeigt, der jedoch einer stetig wachsenden Verlangsamung, entsprechend dem Sinken der Lebensfunktionen, unterliegt. Štolc konnte die Angaben von Hofer durchaus bestätigen, und auch bei meinen Versuchen fanden sich ganz analoge Verhältnisse. Da die Bildung der Vacuole das Resultat der Stoffwechseltätigkeit, vor allem der Respiration der lebenden Zelle darstellt, so wird bei sinkender Lebensäußerung die Vacuole sich langsamer bilden und damit auch der

Rhythmus ein trägerer werden. Ist das kernlose Stück in gutem Zustand, so wird sich die Pulsationsfrequenz der der normalen Vacuole nähern, gleichgültig, welche Zeit seit der Operation verstrichen. Als Beispiel dienen hier zwei Beobachtungen aus meinen Kulturen.

1. Kernloses Stück, $^1/_3$ der ursprünglichen Größe.
   a) 6 Std. nach der Operation, Form leicht kuglig, Strömen ganz gering, Rhythmus 32 Min.
   b) 1 Tag nach der Operation, Form lappig, kaum Bewegung, Rhythmus 40 Min.
2. Kernloses Stück, nicht ganz $^1/_2$ der ursprünglichen Größe.
   3 Tage nach der Operation, gute Bewegung und Form, Rhythmus 15 Min.

Ein Einfluß des Kerns auf die Tätigkeit der Vacuole besteht also insofern, als kernlose Stücke infolge mehr oder minder starker Herabsetzung der Lebensfunktionen eine mehr oder minder starke Verlangsamung der Vacuolenfrequenz zeigen. Die Kernwirkung ist demnach nur eine sekundäre.

Weitere Versuche galten dem Studium des Einflusses der Temperatur auf kernlose Amöben. Es sollte untersucht werden: 1. ob kernlose Individuen sich in bezug auf die Erträglichkeitsdauer höherer Temperaturen anders verhalten als kernhaltige, 2. ob die sichtbare Reaktion des Plasmas auf höhere Temperaturen bei Kernverlust sich anders äußert. Zu diesem Zweck wurden die in eine kernhaltige und eine kernlose Hälfte zerlegten Amöben gemeinsam zum Teil einer Temperatur von 22° C, zum Teil einer solchen von 30° C ausgesetzt. Die Resultate sind aus der folgenden Tabelle zu ersehen.

Temperatur 22° C.

Kernhaltig:

1. nach 8 Std. kuglig, nach 24 Std. tot,
2. nach 24 Std. leichte, nach 32 Std. starke Schädigung, nach 47 Std. tot,
3. nach 22 Std. starke Schädigung.

Kernlos:

1. wie kernhaltiges,
2. nach 5 Std. Abkuglung, nach $8^1/_2$ Std. tot,
3. wie kernhaltiges.

Temperatur 30° C.

Kernhaltig:	Kernlos:
1. nach 45 Min. beginnender Zerfall,	wie kernhaltiges,
2. im ganzen 80 Min. in 30° mit viermaligen Unterbrechungen von je 20 Min.: kuglig, lappige Pseudopodien aus hyalinem Plasma,	wie kernhaltiges,
3. nach 1 Std. Abkuglung, Schädigung, große Vacuole, nach weiterer $^1/_2$ Std. tot,	nach 1 Std. starke Schädigung, Entoplasma verklumpt, nach weiterer $^1/_2$ Std. tot,
4. nach 1 Std. beginnender Zerfall,	wie kernhaltiges,
5. nach $^1/_2$ Std. mit dazwischenliegender zweimaliger Unterbrechung große Vacuole, heller, hyaliner Rand,	wie kernhaltiges,
6. nach $^1/_2$ Std. Körnchen nach der Mitte konzentriert, hyaliner gelappter Rand,	ähnlich wie kernhaltiges,
7. nach $^1/_2$ Std. Körnchen zur Mitte wandernd, zwei große hyaline Lappen,	kuglig, hyaliner Rand, große Vacuole,
8. nach $1^1/_4$ Std. starke Degeneration, Körnchen verklumpt, heller breiter Rand.	wie kernhaltiges.

Die Zusammenstellung der kernhaltigen und kernlosen Teile zeigt, daß so gut wie immer bei den kernlosen Stücken sich bei Temperatursteigerung dieselben Erscheinungen einstellen, wie bei den kernhaltigen. Auch die Erträglichkeitsdauer einer hohen Temperatur (30°) ist bei den beiden Teilen dieselbe.

Über Kälteeinwirkung liegen mir noch zu wenig Beobachtungen vor, doch scheint auch hier das Verhalten der kernhaltigen und kernfreien Amöben das gleiche zu sein.

Bei den jetzt zu besprechenden experimentellen Untersuchungen, die sich mit der Einwirkung des Plasmas auf den Kern befassen, diente ebenfalls wieder die Durchschneidungsmethode als wichtiges Hilfsmittel. Es sollte versucht werden, ob nicht auf dem Wege der Operation, der künstlichen Verkleinerung der Amöben

brauchbare Resultate als Beitrag zu der immer noch umstrittenen Frage der Kernplasmarelation erhalten werden könnten. Die Theorie der Kernplasmarelation, die von R. Hertwig begründet und von seinen Schülern weiter ausgebaut wurde, indem man sie auf die mannigfaltigsten biologischen Vorgänge, wie Kernteilung, geschlechtliche Fortpflanzung usw. anwendete und sie vom Reich der Protozoen auch auf die Zellbiologie der Metazoen übertrug, ist auch heute noch ein Gegenstand lebhafter Diskussion und in vieler Richtung noch nicht völlig geklärt. Es würde aus dem Rahmen vorliegender Untersuchungen hinausgehen, wollte ich hier näher auf die Theorie und ihren feineren Bau eingehen. Mich interessierte für meine experimentellen Untersuchungen lediglich der Grundstock der Lehre, das konstante oder besser gesetzmäßig regulierte Verhalten der Kerngröße zur Plasmagröße. In seinen experimentellen Zellstudien hat Popoff (1908) bei Infusorien mit Hilfe von Temperatur und Hungerversuchen Verschiebungen der Kernplasmarelation hervorgebracht und ihre Wirkung auf die Lebensäußerung der Protozoen beobachtet. Mein Plan war dagegen von Anfang an zu versuchen, ob sich bei Amputation von Plasma, also bei künstlicher starker Verkleinerung kernhaltiger Exemplare von *A. proteus* sekundäre Veränderungen am Kern zeigten, welcher Art diese Veränderungen seien und welchen Einfluß sie auf die Lebensfunktionen des Plasmas ausübten; besteht eine gesetzmäßig regulierte Größenbeziehung zwischen Kern und Plasma, so ist anzunehmen, daß starke Körperverkleinerungen irgendwelche Veränderungen am Kern und am Verhalten der verkleinerten Amöbe hervorrufen müssen, denn, wie die Versuche von Popoff gezeigt haben, rufen künstlich erzeugte Störungen der Kernplasmarelation sekundäre Veränderungen am Kern hervor, und außerdem Depressionen am Versuchstier, d. h. nachteilige Beeinflussungen seiner Lebensäußerungen.

Bei meinen Experimenten bediente ich mich folgender Methoden:

1. Es wurde eine große Anzahl von *Amoeba proteus* durch Amputation von Plasma möglichst um die Hälfte, oft auch noch weit stärker verkleinert. Die operierten Amöben wurden in ein Uhrschälchen mit möglichst günstigem Kulturwasser gebracht und in bestimmten Zeitabständen einzelne Exemplare abgetötet und zugleich mit normalen Amöben des Vergleiches halber fixiert und gefärbt. Die Behandlung der Präparate war mit wenig Ausnahmen stets dieselbe und bestand in folgender Methode: Abtötung und Fixierung mit Pikrinessigsäure 10 Min., Alkohol 70-proz. 10 Min., Boraxkarmin

$2^1/_2$ Std., Salzsaurer Alkohol-Glycerin (2 : 1) 2 Std., Alkoholreihe, Xylol, Kanadabalsam.

2. Es wurde das Verhalten des Kerns bei lebenden, operierten Tieren untersucht, wobei man jedoch ziemlichen Schwierigkeiten begegnet. Eine Untersuchung am lebenden Objekt kann hier im allgemeinen nur darin bestehen, daß während der Dauer der Kultur der einzelnen Amöbe das Größenverhältnis von Kern und Plasma immer wieder beobachtet wird. Am klarsten sind ja die Resultate, wenn man Kern- und Plasmagröße zahlenmäßig bestimmen kann. Das ist nun schon bei dem nicht immer gleich und regelmäßig geformten Kern von *A. proteus* nicht leicht, völlig unmöglich aber für den Plasmakörper. Bei der stets wechselnden Gestalt der *A. proteus*, die wir bald flach ausgebreitet, bald mit zahlreichen Pseudopodien flottierend, bald wieder abgekugelt finden, ist eine Größenmessung und Bestimmung nach Zahlenwerten einfach ausgeschlossen. Es ist der Vorschlag gemacht worden, nach der jeweiligen Größenbestimmung des Kerns durch mechanischen Reiz die Amöbe zur Abkugelung zu bringen und den Kugelinhalt zu bestimmen, doch ist diese Methode deshalb nicht ratsam, weil jeder stärkere mechanische Reiz, der bis zur Abkugelung der Amöbe führt, eine gewisse Schädigung des Tieres zur Folge hat, während es doch bei der Kultur stark operierter Amöben gerade darauf ankommt, möglichst günstige Bedingungen zu schaffen und möglichst schonend zu untersuchen. Statt der Messung und zahlenmäßigen Bestimmung wählte ich daher den Zeichenapparat, indem ich bei der jeweiligen Untersuchung die Amöbe und den Kern bei stets gleicher Vergrößerung aufzeichnete. Liefert eine derartige Methode auch keine mathematisch prüfbaren Resultate, so wird der Vergleich einer großen Anzahl von Größenbildern doch einen sehr instruktiven Einblick in das Verhalten des Kerns gewähren und eine durchaus einwandfreie Unterlage für weitergehende Schlüsse bilden.

3. Es wurden die Folgen der Operation für die verkleinerte Amöbe untersucht, also der Einfluß der Reduzierung der Körpergröße und der eventuellen Kernveränderungen auf Bewegung, Nahrungsaufnahme, Funktion der Vacuole und Fortpflanzung. Die Hauptschwierigkeit bildete hier die Ernährung, vor allem ganz kleiner kernhaltiger Amöbenstücke, und ich hatte lange zu kämpfen, bis endlich auch bei ganz kleinen Amöben eine rege Freßtätigkeit erzielt werden konnte. Als Nahrung dienten vor allem kleine Ciliaten, wie *Coleps*, *Colpidium* und andere, ferner die verschiedensten Flagellaten, die sich ja in den Kulturgläsern eines Instituts zur

Genüge finden. Selbstverständlich ist die Wahl eines möglichst günstigen Kulturwassers für erfolgreiche Untersuchungen eine Hauptbedingung.

Ehe wir der Frage näher treten, in welcher Weise sich der Einfluß der Plasmaamputation am Kern der Amöbe zeigt, müssen wir kurz auf den Bau des Kerns von *A. proteus* eingehen (Fig. 10). Der linsenförmige Kern zeigt in gefärbtem Zustand eine feine Kernmembran, der nach innen zu eine einfache Schicht ziemlich

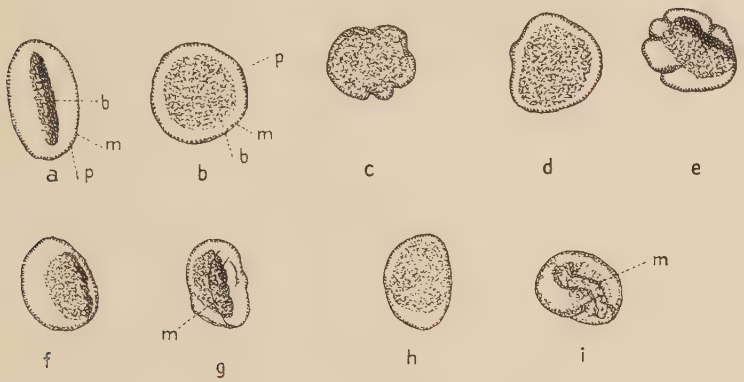


Fig. 10.

Verhalten des Kerns von *A. proteus* nach Plasmaentzug mittels Durchschneidung. (m = Kernmembran, p = peripheres Chromatin, b = Binnenkörper.) Färbung: Boraxkarmin. Optische Schnitte. (Zeiss: Tb. 160, Obj. AA, Ocul. Huygh. 1.) a. Normaler Kern im Profil. b. Normaler Kern in Flächenansicht. c. Kern 1 Tag nach der Operation (starker Plasmaverlust), Kernmembran stark eingefaltet. d. Kern 2 Tage nach der Operation (mäßiger Plasmaverlust), geringe Störung. e. 2 Tage nach der Operation (ganz starker Plasmaverlust), starke Faltenbildung der Membran, Binnenkörper am rechten Rand umgeschlagen. f. 3 Tage nach der Operation (mäßiger Plasmaverlust), Kernmembran umgefaltet, Binnenkörper nach rechts verschoben, etwas umgefaltet. g. 3 Tage nach der Operation (ganz starker Plasmaverlust), intensive Faltenbildung an Membran und Binnenkörper. h. 5 Tage nach der Operation (mäßiger Plasmaverlust), fast normales Verhalten. i. 5 Tage nach der Operation (ganz starker Plasmaverlust), intensive Faltenbildung der Kernmembran.

großer Chromatinkörner aufgelagert ist. Es folgt ein Hohlraum, angefüllt mit untingierbarem Kernsaft, der wiederum einen scheibenförmigen Binnenkörper umspült. Der Binnenkörper besteht ebenfalls aus dichtgedrängten Chromatinkörnern und zeigt etwas wechselnde Größe, was dadurch zum Ausdruck kommt, daß bei verschiedenen Individuen in der Flächenansicht des Kerns der Abstand des Außenrandes der Binnenscheibe vom peripheren Chromatin wechselt. Im Profilbild wird der Binnenkörper als ein wechselnd dicker Strich

imponieren, der den — in der Seitenansicht ovalen — Kern halbiert und entweder ganz bis zu den Polen reicht oder in gewissem Abstand von ihnen endigt. Das feine Kerngerüst, in dessen Maschen die Chromatinkörper des Binnenkörpers liegen, ist nur schwer darstellbar und es gelang mir leider nur unvollkommene Präparate davon zu bekommen. Die Konsistenz des Kerns scheint prall elastisch zu sein und die Membran bei ihrer Feinheit von großer Festigkeit, denn trotz vieler Versuche gelang es mir nie, den Kern anzuschneiden und in keinem Falle der übrigen Durchschneidungen wurde er unabsichtlich durch den Schnitt oder durch Quetschung irgendwie lädiert, eine Erscheinung, die auch GROSSE-ALLERMANN (1909) als bemerkenswert angibt. Die Kerngröße ist proportional der Plasmagröße, denn durchgehend zeigen kleine Exemplare von *A. proteus* kleinere, große dagegen größere Kerne.

Unter der Voraussetzung einer geregelten Kernplasmarelation nun wird man erwarten dürfen, daß nach künstlicher Verkleinerung des Amöbenkörpers sich irgendwelche sekundäre Veränderungen am Kern einstellen werden. Bleibt die Amöbe nach der Operation in gutem Zustand, so wird, wenn ein gesetzmäßig geregeltes Verhältnis zwischen Kern und Plasma besteht, der Kern das Bestreben zeigen müssen, sich der neuen Plasmagröße anzupassen. Es wird sich also eine Verringerung der Kerngröße einstellen, während andererseits das Bestreben des Kernes, sein Volumen zu vermindern, in Veränderungen und Störungen der Kernstruktur zum Ausdruck kommen sollte.

Die Resultate vorliegender Untersuchungen bestätigen nun diese Annahme in vollem Umfang. Wie schon anfangs erwähnt, wurden eine größere Anzahl Kulturen operierter Amöben (A, B, C-N) angelegt und aus jeder einzelnen Kultur, jeweils zusammen mit unversehrten Amöben, mehrere Individuen in bestimmten Zeitabständen und nach stets gleicher Methode fixiert und gefärbt. Durch den Vergleich mit normalen Kernen, die unter gleichen Bedingungen behandelt wurden, sollte eine Täuschung durch Fixationsprodukte bei der Untersuchung der Kerne operierter Amöben vermieden werden.

Die Ergebnisse der Operationsserien sind folgende:

1 Tag nach der Operation:

Von 26 Exemplaren zeigt nur 1 einen völlig normalen Kern. Diese 1 Amöbe war nur einer geringen Plasmaamputation unterzogen worden. Es zeigten

Faltung der Kernmembran.

a) Keine Faltung: 4 (3 gering, 1 mäßig operierte A.),
b) geringe Faltung: 5 (2 mäßig, 3 stärker oper. A.),
c) starke „ 16 (2 gering, 3 mäßig, 5 stärker, 6 ganz stark oper. A.).

Unregelmäßigkeiten des Binnenkörpers.

a) Keine Unregelmäßigkeiten: 2 (gering oper. A.),
b) zweifelhaft: 3 (mäßig oper. A.),
c) leichte Unregelmäßigkeiten 11 (2 gering, 4 mäßig, 3 stärker, 2 ganz stark oper. A.),
d) starke Unregelmäßigkeiten: 10 (1 gering, 3 mäßig, 2 stärker, 4 ganz stark oper. A.).

2 Tage nach der Operation:

Von 18 Exemplaren zeigt nur 1 wenig operiertes anscheinend ganz normale Verhältnisse. Dagegen zeigen

Faltung der Kernmembran.

a) Keine Faltung: 3 (2 gering, 1 mäßig oper. A.),
b) geringe „ : 8 (2 gering, 4 mäßig, 2 stärker oper. A.),
c) starke „ : 7 (1 gering, 2 stärker, 4 ganz stark oper. A.).

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

a) Keine Unregelm.: 3 (gering oper. A.),
b) leichte „ : 6 (2 gering, 3 mäßig, 1 stärker oper. A.),
c) starke „ : 9 (2 mäßig, 3 stärker, 4 ganz stark oper. A.).

3 Tage nach der Operation:

9 Exemplare. Es zeigen

Faltung der Kernmembran.

a) Keine : 5 (mäßig oper. A.),
b) geringe: 2 (1 mäßig, 1 stärker oper. A.),
c) starke : 2 (sehr stark oper. A.).

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

a) Keine : 5 (4 mäßig, 1 stärker oper. A.),
b) geringe: 2 (mäßig oper. A.),
c) starke : 2 (sehr stark oper. A.).

4 Tage nach der Operation:

6 Exemplare. Es zeigen

Faltung der Kernmembran.

a) Keine : 3 (2 gering, 1 stärker oper. A.),
b) geringe: 1 (mäßig oper. A.),
c) starke : 2 (1 mäßig, 1 sehr stark oper. A.).

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

a) Keine : 3 (2 gering, 1 mäßig oper. A.),
b) leichte : 2 (mäßig oper. A.),
c) starke : 1 (sehr stark oper. A.).

5 Tage nach der Operation:
4 Exemplare. Es zeigen

Faltung der Kernmembran.

a) Geringe : 3 (stärker oper. A.),
b) starke : 1 (sehr stark oper. A.).

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

a) Keine : 3 (stärker oper. A.),
b) starke : 1 (sehr stark oper. A.).

8 Tage nach der Operation:
3 Exemplare. Es zeigen

Faltung der Kernmembran.

a) Keine : 2 (1 gering, 1 mäßig oper. A.),
b) geringe: 1 (stärker oper. A.) (Fixationsprodukt?)

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

a) Keine : 2 (1 gering, 1 mäßig oper. A.),
b) starke : 1 (stärker oper. A.) (Fixationsprodukt?)

Dagegen zeigten 28 jeweils gleichzeitig untersuchte Kerne normaler Amöben folgende Verhältnisse:

Faltung der Kernmembrane.

a) Keine: 21
b) geringe: 2
c) stärkere: 5 (mit Abhebung des Chromatins von der Peripherie).

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

a) Keine: 23
b) leichte: 5

Von diesen 28 unoperierten Amöben erscheinen 3 Individuen und zwar solche mit unregelmäßigen Kernen, nicht ganz normal, kuglig, und mit dichtem Plasma.

Außerdem wurden noch außerhalb der hier verzeichneten Versuchsreihen eine große Anzahl operierter Amöben zu verschiedenen Terminen fixiert, die aber, trotzdem sie die Ergebnisse der einheitlich behandelten Versuche durchaus bestätigen, hier nicht näher aufgezeichnet werden, da bei ihnen die Dauer der Fixierung und Färbung etwas willkürlich gewählt wurde und der Vergleich mit den normalen Amöben fehlte.

Was den ersten Eintritt der Veränderung am Kern betrifft, so konnte ich 6 Std. nach der Operation die ersten Unregelmäßigkeiten beobachten. Daß schon so bald nach der Operation sich sehr energische Reaktionen am Kern zeigen, wenn sehr viel Plasma amputiert wird, zeigt folgendes Beispiel:

7 Stunden nach der Operation

4 Exemplare. Es zeigen

Faltung der Kernmembran.

Starke: 4 (1 stärker, 3 ganz stark oper. A.).

Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers.

Starke: 4 (1 stärker, 3 ganz stark oper. A.)

Ehe man sich auf Grund dieser Befunde ein Urteil bildet, muß festgestellt werden, daß die Resultate keine mathematisch genauen sein können. Es sind zu viele Möglichkeiten vorhanden, die Abweichungen und Ausnahmen hervorrufen können, wie gewisser Degenerationszustand des Tieres, nicht ganz schonende Operation, eventuelle Schädlichkeiten in der Kultur, zufällig nicht ganz günstige Fixierung. Außerdem ist die Klassifizierung in gering, mäßig, stark und ganz stark operierte Amöben und in geringe, leichte und starke Kernveränderung auch keine ganz scharfe und exakte, denn die Größenbestimmung und der Vergleich amputierter Plasmastücke mit dem kernhaltigen Rest ist gerade bei der formenreichen *A. proteus* oft ziemlich schwierig, während andererseits auch die Definierung der Stärke der Kernveränderungen nicht immer leicht ist. Trotzdem wird man aus den erhaltenen Resultaten im großen und ganzen, wenn man von kleineren Fehlern absieht, doch eine typische Reaktion des Kerns auf die Operation erkennen können, vor allem wenn man die stärker oder ganz stark operierten Amöben mit den gering operierten oder ganz intakten Exemplaren vergleicht. Es ergibt sich, daß die Kerne der operierten Tiere gegenüber denen der unoperierten starke Unregelmäßigkeiten zeigen und zwar erscheinen die Veränderungen um so stärker, je mehr Plasma der Amöbe ent-

zogen wurde. Als zweites bemerkt man, daß die Veränderungen, die sich am 1. und 2. Tag am stärksten dokumentieren, nach dem 2. Tag abzunehmen scheinen, um wieder einem normaleren Verhalten der Kerne Platz zu machen, mit Ausnahme der sehr stark operierten Tiere, die auch noch nach mehreren Tagen stärkere Kernveränderung aufweisen. Bei genauerer Untersuchung der veränderten Kerne (Fig. 10) findet man eine deutliche Faltung der Membran, die Ausbauchungen und Einziehungen zeigt, andererseits eine starke Unregelmäßigkeit des Binnenkörpers, der ebenfalls ausgebaucht erscheint und des öfteren mit der nach innen eingezogenen Membran in Berührung kommt. Es liegt nun nahe, hier an Fixationsprodukte zu denken, besonders da die Kerne nicht sorgfältig fixierter *A. proteus* sehr häufig ähnliche Bilder aufweisen. Da jedoch die genau auf die gleiche Weise fixierten und gefärbten Kerne unoperierter Amöben so gut wie keine Veränderungen aufweisen, da ferner die Stärke der Reaktion eine Abhängigkeit von der Ausgiebigkeit der Operation zeigt, so darf man wohl mit Recht annehmen, daß es sich hier um sekundäre Veränderungen des Kerns handelt, deren Ursache im Plasmaverlust der Zelle zu suchen ist. In keinem Falle konnte jedoch der Austritt färbbaren Chromatins aus dem Kern — eine Erscheinung, die sich bei Infusorien (z. B. Paramaecien, Stylonychien) in den Kernplasmarelationsuntersuchungen POPOFF's (1907, 1908) als typische Begleitung der Kernveränderungen einstellte — nachgewiesen werden, was jedoch keinenfalls ausschließt, daß Chromatin in umgebildetem untingierbarem Zustand an das Plasma abgegeben wurde. Irgendwelche Unterschiede in der Färbungsintensität der Kerne operierter und unoperierter Amöben konnten jedoch auch nicht beobachtet werden.

Eine erschöpfende und einwandfreie Erklärung für diese Kernveränderungen zu geben, scheint mir vorerst noch nicht möglich, in der Hauptsache scheinen sie ihren Grund in der Änderung physikalischer Wechselbeziehung von Kern und Plasma, des physikalischen Gleichgewichts zu haben. Daß die Druckverhältnisse in einer kleinen Amöbe andere sein werden, als in einer großen, ist einleuchtend und daher ist es auch erklärlich, daß, da der Kern ein Flüssigkeitsbläschen mit osmotisch permeabler Membran vorstellt, er durch die Änderung der umgebenden Druckverhältnisse in Mitleidenschaft gezogen wird. Wie gezeigt wurde, treten die ersten Kernveränderungen etwa 6 Std. nach der Operation auf, zeigen ihren Höhepunkt am 1. und 2. Tag und machen dann anscheinend einer Restitution Platz. Diese Restitution geht nun, wenn wir, wie gleich geschehen

soll, das Schicksal des Kerns an der lebenden verkleinerten Amöbe betrachten, Hand in Hand mit einer deutlichen, wohl hauptsächlich durch Flüssigkeitsabgabe an das Plasma erzielten Volumabnahme des Kerns. Zwei Einwänden sei hier gleich begegnet; einmal könnte man die Kernveränderungen als eine Äußerung einer Degeneration der Zelle auffassen, was sich jedoch sofort dadurch widerlegen läßt, daß Amöben, die nach der Fixation starke Veränderungen zeigen, bis zum Moment der Abtötung durchaus ungestörte vitale Funktionen ausübten. Zweitens könnte man den Grund der Kernveränderungen in einer direkten Wirkung der plötzlichen starken Plasmaamputation im Momente der Operation suchen. Dagegen spricht jedoch erstens, daß die Veränderungen frühestens nach 6 Std. eintreten, und zweitens wurden, um eine eventuelle direkte Schädigung des Kerns infolge zu plötzlicher Operation auszuschließen, die meisten Durchschneidungen mehrzeitig ausgeführt, d. h. es wurde nach und nach immer mehr Plasma, hauptsächlich durch Amputation von Pseudopodien, entfernt. Unter Vermeidung jeglicher spekulativer Deutungsversuche der physikalischen Vorgänge bei den besprochenen Kernveränderungen ergibt sich aus den Versuchen bis jetzt folgendes Resultat: Bei Entfernung einer genügenden Menge von Plasma (mindestens die Hälfte) zeigen sich etwa von der 6. Std. nach der Operation an am Kern fixierter Exemplare von *A. proteus* Veränderungen, die in der Hauptsache in Faltungen und Ausbauchungen von Membran und Binnenkörper bestehen. Der Höhepunkt der Veränderungen zeigt sich am 1. und 2. Tag, von da an erfolgt eine Restitution des Kerns.

Als vorzügliche Ergänzung und Erklärung dieser Erscheinungen dienen nun die Beobachtungen des Kerns an der lebenden verkleinerten Amöbe. Wie schon oben kurz erwähnt, findet sich bei genügend stark operierten Tieren eine fortschreitende Verkleinerung des Kerns, die um so stärker erscheint, je mehr Plasma mittels der Durchschneidung entfernt wurde. Die Kernverkleinerung wird deutlich meist etwa vom 2. Tage an, also dann, wenn sich bei den fixierten Kernen eine Restitution bemerkbar zu machen beginnt, kann sich öfters aber auch schon 1 Tag nach der Operation einstellen. Gering operierte Individuen zeigen keine Kernverkleinerung, was ebenso für Amöbenstücke festgestellt werden muß, bei denen neben dem Kern nur noch eine ganz geringe Plasmamenge verblieben ist. Wie bei der Angabe der Methodik bemerkt wurde, geschah die Bestimmung von Kern und Plasmagröße nicht durch Messung, sondern mittels des Zeichenapparates bei stets gleicher Vergrößerung,

unter stetem Vergleich mit den vor der Operation aufgenommenen Größenbildern von Plasmakörper und Kern der Amöbe. Dadurch, daß stets, wenn der Kern nicht sofort ganz einwandfrei in seinen Konturen festgehalten war, mehrere Abbildungen, womöglich von verschiedenen Ansichten hergestellt wurden, verringerte sich die Möglichkeit einer Augentäuschung bei der Größenbestimmung außerordentlich.

Eine gewissenhafte Durchmusterung der Operationsprotokolle und Skizzen hat nun folgendes Resultat: es zeigen von 45 lebend untersuchten operierten Amöben, die mehr als 3 Tage am Leben erhalten werden konnten und eine Kernbeobachtung überhaupt zuließen — im ganzen wurden über 100 Durchschneidungen zwecks Beobachtung der Kerngrößen gemacht — eine deutliche, einwandfreie Kernverkleinerung: 19 Fälle, eine nicht absolut deutliche, aber sehr wahrscheinliche Verkleinerung: 16 Fälle, keine Verkleinerung: 10 Fälle. Von diesen letzteren 10 Fällen waren 7 Individuen nur einer schwachen Operation unterzogen worden, 2 waren fast ihres ganzen Plasmas beraubt worden, während 1 Fall unsicher erscheint. Da man annehmen darf, daß unter den 16 unsicheren Fällen bei denen meist eine ganz sichere Bestimmung der Korngröße aus verschiedenen Gründen nicht gelang, ebenfalls noch eine ganze Anzahl Kernveränderungen sich finden, während in 9 von den 10 Fällen, in denen bestimmt keine Kernverkleinerung eingetreten war, der Grund in zu geringer oder zu ausgiebiger Operation zu finden ist, so ist der Schluß berechtigt, daß bei genügender Plasmaentziehung (etwa die Hälfte und mehr) der Kern das Bestreben zeigt, sein Volumen auf die verminderte Plasmagröße einzustellen, daß also bei *A. proteus* mit Hilfe der Durchschneidungsmethode eine energisch wirksame Kernplasmarelation festgestellt werden kann. Daß bei zu starker Plasmaentziehung keine Kernverkleinerung eintritt, ist durchaus nicht auffallend, sondern im Gegenteil ein schöner Beweis für die Einwirkung des Plasmas auf den Kern, denn wie auch HOFER (89) angibt, ist eine Amöbe, die neben dem Kern nur noch ganz wenig Plasma aufweist, nicht lebensfähig, und lebensunfähiges Plasma wird seinerseits keine Wirkung mehr auf den Kern ausüben können.

Auch hier, bei den Erscheinungen bei der lebenden Amöbe, können zwei Einwürfe gemacht werden: einmal ließe sich vielleicht bei der Kernverkleinerung an eine Hungererscheinung denken. Gegen diese Deutung sprechen jedoch erstens Beobachtungen an Hungertieren von *A. proteus*, bei denen sich keine Abnahme, sondern

eine relative Zunahme des Kerns findet, zweitens der Nachweis von Kernverkleinerung auch bei stark fressenden Individuen. Als zweiter Einwurf käme auch hier wie oben eine Degeneration als Grund der Größenabnahme des Kerns in Betracht. Demgegenüber ist festzustellen, daß einmal die Kerne in den Präparaten operierter Amöben in keinem Falle Degenerationszeichen erkennen lassen, andererseits stark operierte Tiere mit intensiv verkleinerten Kernen sehr oft tadellose vitale Funktionen zeigen und bei günstiger Nahrungsaufnahme wieder heranwachsen. In einzelnen sehr günstigen Fällen ließ sich zeigen, wie an ein und derselben Amöbe bei wiederholten in verschiedenen Abständen erfolgten Operationen der Kern auf die jeweilige Plasmaentnahme durch Größenverlust reagierte, andererseits aber bei jeweiligem neuen Wachstum der Amöbe ebenfalls wieder das Bestreben der Vergrößerung zeigte. Durch diese Beobachtung der prompten Reaktion des Kerns auf Plasmaverlust und Zunahme wird die Kette der Beweise für ein bestimmt geregeltes Größenverhältnis von Kern und Plasma bei *A. proteus* auf das Schönste geschlossen.

Es folgen hier nun einige Beispiele, die das Verhalten des Kerns in der Folge von Operationen zeigen sollen. Die Abnahme der Kerngröße erscheint im Flächenbild vielleicht nicht bedeutend, man muß jedoch bedenken, daß de facto der Volumverlust größer ist, da eine Massenabnahme nicht nach 2, sondern nach 3 Dimensionen erfolgt.

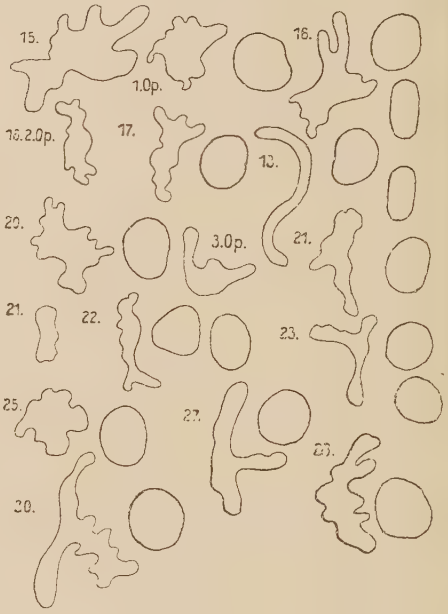
Die 1. Operation hat die Amöbe nicht ganz der Hälfte ihres Plasmas beraubt, es wird also keine starke Beeinflussung des Kerns zu erwarten sein, vor allem, da das Individium durch starke Nahrungsaufnahme rasch wieder heranwächst (17. III.). Auf die 2. energische Operation hin zeigt sich schon am nächsten Tag eine deutliche Kernverkleinerung, die jedoch 2 Tage darauf wieder einem Kernwachstum Platz macht, verursacht durch gleichzeitiges starkes Heranwachsen der Amöbe (20. III.). Die 3. Operation (21. III.) hat wiederum ein am 2. Tage am deutlichsten zu erkennenden Ausschlag am Kern zur Folge, doch beginnt auch jetzt wieder vom 3. Tage an bei gleichzeitigem intensiven Wachstum der Amöbe der Kern wieder zuzunehmen, bis er die Ausgangsgröße wieder erreicht hat (28. III.).

Auch in diesem Beispiel sehen wir vor allem nach der sehr intensiven 4. Operation (21. III.) die Amöbe auf ca. $^1/_8$ der ursprünglichen Größe verkleinerte eine deutliche Kernverkleinerung, die jedoch mit dem Heranwachsen der Amöbe wieder in eine Größenzunahme

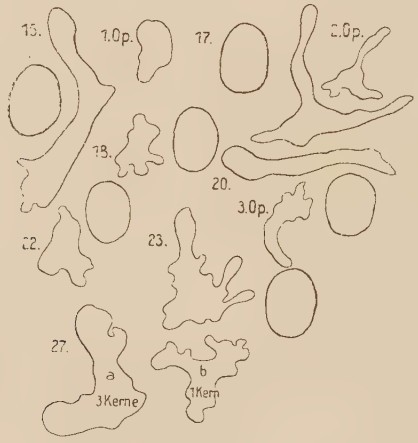
umschlägt (25. III.) bis die Ausgangsgröße von Kern und Amöbe wieder erreicht ist (30. III.).

Dieses Beispiel reiht sich dem vorhergehenden an, es zeigt vor

I.



II.



III.

allem auch das außerordentliche Wachstumvermögen der *A. proteus* bei guter Ernährung (22—23. III). Das verwendete Individium hatte

schon vor der Operation anscheinend Neigung zu Riesenwuchs und Mehrkernigkeit, doch wurde wahrscheinlich die Entstehung mehrerer Kerne durch die Operation aufgehalten und erfolgte erst, als die Amöbe ihre Ausgangsgröße erreicht hatte (28. III).

Wir kommen nun zu der Frage, welchen Einfluß hat die Operation, die Größenveränderung der Amöbe und ihre Begleiterscheinungen am Kern auf die Lebensäußerungen des Tieres? R. Hertwig und seine Schüler brachten sog. Depressionszustände im Leben der Protozoen, die sie z. B. an Infusorienkulturen beobachteten mit einer Störung der Kernplasmarelation in Verbindung, mit einer Zunahme der Kernsubstanz, einer Hypochromasie der Zelle. Ein Wiedererwachen der Funktion, eine Reorganisation geht mit einer Reduktion der Kernmasse einher, wobei eine Beseitigung der Hypochromasie durch Ausstoßung von Chromidien erfolgt. Wie verhält es sich nun in meinen Fällen, in denen ein starkes Überwiegen der Kernsubstanz gegenüber dem Plasma operativ erzielt wurde? Meine Versuche zeigen, daß auch bei ihnen eine Reduktion der Kernmasse erfolgt, doch findet sich in keinem einzigen Falle die Ausstoßung von färbbarem Chromatin. Eine Chromatinausstoßung in reichlichem Maße fand sich bei den Untersuchungen degenerierender *A. proteus* durch Prandtl (1907), in denen ein starker Austritt färbbarer Chromatinmassen aus dem Kern in das Plasma nachgewiesen werden konnte, dagegen wie erwähnt in meinen Operationskulturen in keinem Falle. Auch bezüglich der Depressionen finden sich abweichende Verhältnisse gegenüber den Infusorien. Anfänglich war ich auf Grund verschiedener schlechter Erfahrungen der Meinung, daß auch hier in den Fällen von *A. proteus*, in denen ein starkes Überwiegen des Kernes über das Plasma operativ erzielt wurde, starke Depressionszustände eingetreten seien, denn es gelang mir anfangs sehr schwer, die stärker verkleinerten Amöben zum Fressen zu bringen. In bezug auf die Bewegung zeigten sie anfänglich keinen Unterschied gegenüber unoperierten Tieren, erst wenn infolge beginnenden Hungerzustandes das Plasma dichter, zäher wurde, zeigte sich eine Bewegungsreduktion die sich bis zur Abkuglung steigerte, während gleichzeitig der Körper immer dunkler wurde und unter steter Größenabnahme schließlich zugrunde ging. In mehreren Fällen allerdings gelang es, die Amöben zu reger Nahrungsaufnahme zu bringen und ein neuerliches Heranwachsen zu erzielen. Auf Grund dieser Erscheinungen nahm ich anfänglich an, daß durch die Operation ein Depressionszustand geschaffen sei, der sich in verminderter Freßtätigkeit geltend mache, woraus ein Circulus vitiosus

entstehe. Die hungernde Amöbe wird dichter, zäher und immer ungeeigneter zur Nahrungsaufnahme und wenn auch durch allmähliche Verkleinerung des Kerns eine normale Kernplasmarelation wieder hergestellt würde, so wäre dann das Plasma seinerseits kaum mehr in der Lage Nahrung aufzunehmen. Später jedoch belehrten mich die Beobachtungen einiger operierter Tiere unter sehr günstigen Bedingungen bei sehr geeigneter Nahrung eines Besseren. Ich hatte durch glücklichen Zufall ein sehr günstiges Kulturwasser zur Verfügung und verwendete als Nahrung vor allem kleine Ciliaten, die sich reichlich in algenreichem Detritus eines alten Kulturglases fanden. Die Amöben, die verschiedentlichen Operationen ausgesetzt wurden und deren Körpergröße in einzelnen Fällen bis beinahe auf $^1/_{10}$ der ursprünglichen Größe reduziert worden war, zeigten stets eine gleichmäßig gute, starke Freßlust, infolgedessen stets ein ziemlich helles, flüssiges Plasma, da mit der Nahrung auch stets das erforderliche Wasser mit in das Plasma aufgenommen wird. So gelang es, Amöben, die auf etwa $^1/_8$ der ursprünglichen Größe reduziert worden waren, nach 6—7 Tagen wieder auf die natürliche Größe zu bringen, wobei, wie schon oben festgestellt, der Kern der Veränderung der Plasmagröße folgt. Wie die hier wiedergegebenen Beispiele 1, 2 und 3 gezeigt haben, wird der Kern, der infolge der Operation stark abgenommen, mit Zunahme des Plasmakörpers ebenfalls wieder der Ausgangsgröße zustreben. Außerdem zeigen die Beispiele, daß trotz einer plötzlichen sehr starken Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns eine Depression nicht notwendig eintreten muß, denn sehr stark verkleinerte Amöben zeigen in den erwähnten und in verschiedenen hier nicht wiedergegebenen Fällen eine wie bei dem normalen Tier gleich rege Nahrungsaufnahme und typische lebhafte Bewegung. Trotzdem wird man mit Bestimmtheit eine gewisse Schädigung der Amöbe durch die Operation und ihre Konsequenzen nicht immer ausschließen können, da bei Verwendung nicht ganz günstiger Bedingungen (Kulturwasser) die operierten Amöben gegenüber den Normalen eine starke Abnahme der Freßlust und der Beweglichkeit aufweisen.

Von großem Interesse ist es nun zu untersuchen, wie sich die Fortpflanzungsverhältnisse bei verkleinerten Amöben verhalten. Es sind von vornherein drei Möglichkeiten in Erwägung zu ziehen: 1. es könnte der Teilungsimpuls allein vom Kern ausgehen und trotz der Plasmaverkleinerung eine Teilung der Amöben eintreten, wodurch dann großkernige Formen entständen; 2. könnte

man annehmen, daß dann eine Teilung wieder eintreten kann, wenn durch Abnahme des Kerns die ursprüngliche Kernplasmanorm wieder hergestellt ist und daß dann nach allmählicher Verschiebung der Relation zugunsten des Plasmas das Teilungswachstum des Kerns und die Teilung selbst hervorgerufen wird; 3. es könnte möglicherweise eine Teilung nur dann eintreten, wenn sowohl Kern als Plasma wieder zur Ausgangsgröße zurückgekehrt sind, wenn also das Tier in allen seinen Teilen die normale Größe wieder erreicht hat. In meinen Versuchen fand sich nun einzig und allein eine Bestätigung der dritten Annahme. Trotzdem ich eine große Anzahl von Sammelkulturen anlegte von intensiv und immer wieder nachoperierten Tieren und diese Kulturen unter günstigsten Bedingungen weiterführte, fand sich ebenso wie in sämtlichen genau kontrollierten Einzelkulturen nicht einmal eine Teilung einer Amöbe in verkleinertem Zustand. Dagegen traten in mehreren Fällen dann Teilungen ein, wenn die operierten Tiere durch gute Nahrungsaufnahme ihre frühere Größe wieder erreicht hatten. In den vier Fällen aus kontrollierten Einzelkulturen — in größeren Sammelkulturen operierter Amöben fand sich oft, allerdings nicht genau zu kontrollierende, Vermehrung herangewachsener Individuen —, in denen zum Teil sehr intensiv verkleinerte Amöben wieder zur Teilung gebracht wurden, waren alle geteilten Exemplare wieder zur ursprünglichen Größe zurückgekehrt und auch die Kerne hatten, soweit es sich nachweisen ließ, die Ausgangsgröße entweder behalten — wenn die Amöbe nicht zu stark operiert war und rasch wieder heranwuchs — oder wiedererlangt — wenn der verkleinerte Kern, zugleich mit der neuerlichen Zunahme des plasmatischen Körpers sich wieder vergrößert hatte.

Über die Tätigkeit der kontraktilen Vacuole in verkleinerten Amöben ist schon im biologischen Teil gesprochen worden. Um es kurz noch einmal zu wiederholen, findet sich in kleineren Amöben auch eine entsprechend kleinere Vacuole. Die geringere Größe der Vacuole hat an sich keinen Einfluß auf die Frequenz der Pulsationen, die auch bei ganz stark verkleinerten Individuen dieselbe sein kann, wie bei unoperierten Amöben. Wie bei kernlosen Stücken ist auch hier der Vacuolenrhythmus einzig und allein von der Lebensintensität der Zelle abhängig.

Auch die Widerstandskraft verkleinerter Amöben gegen Wärmereize ist nicht verändert, was nicht wundernehmen kann, da der Kern hier keine Rolle spielt, wie beim Vergleich kernhaltiger und kernloser Amöben festgestellt wurde.

Zusammengefaßt wäre das Ergebnis der Untersuchungen an verkleinerten, kernhaltigen Amöben folgendes: Beraubt man eine *A. proteus* mittels Durchschneidung etwa der Hälfte oder mehr ihres Plasmakörpers, so sucht sich der Kern durch Verkleinerung dem reduzierten Volum des umgebenden Plasmas anzupassen, ein Vorgang, der sich am fixierten Kern durch eine nach der Operation deutliche Störung in der Form des Binnenkörpers und des peripheren Chromatins mit der Kernmembran zu erkennen gibt. Die am Präparat vom 2. oder 3. Tage an nachzuweisende Restitution des veränderten Kerns scheint Hand in Hand mit der meist auch am 2. oder 3. Tag am deutlichsten erkennbaren Beginn der Verkleinerung des Kernvolumens zu gehen. Der sekundär verkleinerte Kern kann wieder heranwachsen, wenn die operierte Amöbe ihrerseits durch Nahrungsaufnahme sich wieder vergrößert. Abgabe von färbbarem Chromatin an das Plasma ist in keinem Falle nachzuweisen, ebenso fehlen, wenigstens in den Fällen, in denen günstige Kulturbedingungen vorhanden, durch Störung der Kernplasmarelation hervorgerufene Depressionszustände, wenn auch auf die Operation und ihre Folgen zurückgehende Störungen der Lebensfunktionen der Amöbe nicht mit Sicherheit auszuschließen sind. Eine Fortpflanzung durch Teilung tritt bei verkleinerten Amöben erst dann ein, wenn Kern und Plasma ihre ursprüngliche Größe, die sie vor der Operation besessen haben, wieder erlangt haben. Aus alle dem ergibt sich, daß bei *A. proteus* ein streng geregeltes Größenverhältnis besteht, eine aktive Kernplasmarelation, die sich in der lebhaften Reaktion des Kerns auf Verkleinerung des Plasmakörpers dokumentiert. Daß hier eine intensive Beeinflussung der Kerngröße durch das Plasma besteht, ist unzweifelhaft, wie, mit Hilfe welcher Kräfte jedoch das Plasma seinen Einfluß auf den Kern geltend macht, kann auch hier nicht beantwortet werden. Wenn man sagt, daß die Reaktion des Kerns auf physikalischen Momenten, auf Änderungen der Druckverhältnisse, auf der Wirkung der Osmose beruhe, so ist damit wohl der Weg angedeutet, auf dem man weiter suchen kann, irgendeine nähere Erklärung aber für die Tatsache der Kernplasmarelation nicht gegeben. Hier werden neben weiteren experimentell-biologischen Studien erst Untersuchungen mit verfeinertem chemisch-physikalischen Methoden Licht in das noch herrschende Dunkel bringen.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. v. HERTWIG für die

Anregung zu vorliegenden Studien, sowie für sein weitgehendes Interesse an meinen Untersuchungen, ferner Herrn Prof. Dr. R. Goldschmidt für manchen wertvollen Ratschlag meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Anhang.

Während der Drucklegung dieser Arbeit machte ich bei der Untersuchung kriechender Exemplare von *A. proteus* eine Beobachtung, welche die oben niedergelegten Ansichten über die feineren Vorgänge bei der Bewegung etwas modifizieren muß. Leider kann ich hier nur in Kürze und in Form eines Anhanges auf diese Beobachtung und ihre Bedeutung eingehen und muß mir eine genauere Behandlung vorbehalten. Ich hatte eine Anzahl Amöben in ein Uhrschälchen mit Wasser gebracht, in dem fein zerstäubtes, unlösliches Karmin suspendiert war. Beobachtete man nun die Randpartien einer kriechenden Amöbe mit starker Vergrößerung, so konnte man feststellen, daß die äußerlich anhaftenden feinen Körnchen genau in derselben Richtung wanderten, die der axiale Entoplasmastrom einschlug und dabei genau die gleiche Geschwindigkeit zeigten. Kam der Achsenstrom zur Ruhe, so blieben auch die Körnchen ruhig, kam es zu einer Umkehrung der Entoplasmaströmung, so begleiteten die Körnchen den Strom in derselben Richtung, während die nach außen vom axialen Strom und nach innen an den Karminkörnchen gelegenen Plasmapartien in Ruhe verharrten. Es muß sich also noch außerhalb des Ectoplasmas eine feinste zähflüssig schleimige Hüllschicht befinden (Anhaften der Körnchen), die die Amöbe wie einen Mantel umgibt und passiv bei dem Kriechen der Amöbe mitbewegt wird.[1]) Herr Prof. Rhumbler, dem ich als bestem Kenner der Amöbenbewegung diese Beobachtung mitteilte, hat mir in liebenswürdigster Weise seine Deutung des Vorgangs übermittelt, von der ich hier in Kürze nur soviel anführen kann, daß in diesem Falle die Energiequelle der Bewegung nicht die Grenzschicht: „äußerste Hüllschicht — Oberfläche — Wasser“ sondern die Grenzfläche: „äußerste Ectoplasmaschicht — innere Oberfläche der Hüllsubstanz“ ist. Da die von mir beobachteten Amöben beim Kriechen eine hyaline Spitzenkappe vorausschieben, so liegt der bewegende Mechanismus in dieser hyalinen Kappe, hier geht der

[1]) Vgl. die Theorien von Jennings (1904) über Amöbenbewegung.

Ento-Ectoplasmaprozeß vor sich. Die seitlichen Randpartien, die in Ruhe bleiben, nachdem sie von dem Axialstrom aus dicht hinter der Spitzenkappe ihre seitliche Lagerung angenommen haben, müssen in ihren äußeren Schichten das neue Ectoplasma enthalten, das aber nur wenig entwickelt ist, da die äußerste Hüllenschicht die ectoplasmaprägende Einwirkung des Wassers beeinträchtigt. Leider kann ich hier ohne Abbildungen nicht näher auf die Bedeutung der Hüllschicht eingehen — ob sie im Prinzip identisch ist mit der von RHUMBLER (1898) an Difflugien festgestellten — Berührung mit einer feinen Glasnadel ließ einen feinen Schleimfaden ausziehen — können weitere Beobachtungen und Versuche, zu denen jetzt die Zeit mangelt, erweisen.

Für das Bestehen oder Nichtbestehen eines Ento-Ectoplasmaprozesses hat[1]) das beobachtete Vorhandensein einer Hüllschicht keine Bedeutung, der Ento-Ectoplasmaprozeß ist auch für die hier beobachtete Pseudopodienbildung ein mathematisches Erfordernis. Denn bei dem Vorrücken des Pseudopodiums muß die Ectoplasmalage, die der Hüllschicht direkt anliegt, vergrößert werden und diese Vergrößerung kann nur vom Entoplasma aus geleistet werden — Ecto-Entoplasmaprozeß. Daß die ectoplasmatische Randschicht zur Ruhe und nicht zum Rücklaufen kommt, erklärt sich aus der Reibung an der Hüllschicht.

[1]) Nach der Ansicht von RHUMBLER, der ich mich auf Grund meiner Untersuchungen nur anschließen kann.

Literaturverzeichnis.

Awerinzew, S. (1904): Über die Teilung bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Bd. 27.

Balbiani, E. G. (1889): Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Prem. Part. Recueil Zool. Suisse. Januar.

— (1893): Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Annales de Micrographie. Paris.

Berthold, G. (1886): Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

Bernstein, J. (1905): Bemerkung zur Wirkung der Oberflächenspannung im Organismus. Anatom. Hefte Bd. 27 Heft 83.

Brandt, C. (1877): Über Actinosphaerium eichhornii. Halle, Dissertation.

Bütschli, O. (1880): Die Protozoen. in: Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs.

Dellinger, O. P. (1907): Autoreferat. Arch. f. Entw.-Mechanik Bd. 23.

Grosse-Allermann, W. (1909): Studien über Amoeba terricola Greef. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Gruber, A. (1883): Über die Einflußlosigkeit des Kerns auf die Bewegung usw. Biol. Centralbl. Bd. 3 Nr. 17.

— (1885a): Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 4 Nr. 23.

— (1885b): Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 5 Nr. 5.

— (1885c): Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41.

— (1886): Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten im Weichkörper der Rhizopoden. Biol. Centralbl. Bd. 6 Nr. 1.

Gruber, K. (1911): Über eigenartige Körperformen von Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.

Hertwig, O. (1909): Allgemeine Biologie. Jena (Gustav Fischer).

Hertwig, R. (1903): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 19. Nov. 1902 u. 19. Mai 1903.

- (1903): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23 Nr. 2.

— (1908): Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung Bd. 1 Heft 1.

Hofer, B. (1889): Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jena (Gustav Fischer).

Jennings, H. S. (1904): Physical. imitations of the activities of Amoeba. The American Naturalist 38 No. 453.

Jensen, P. (1902): Die Protoplasmabewegung. Ascher und Spiros Ergebn. d. Physiol. 1. Jahrg.

Kühne (1864): Untersuchungen über Protoplasma und Kontraktilität. Leipzig.

Metcalf (1910): Studies upon Amoeba. The Journ. of exper. Zool. Vol. 9 Nr. 2.

Nussbaum, M. (1884): Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien. Verh. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinl. Bonn.

— (1886): Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.

Popoff, M. (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszelle der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl I.

— (1908): Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung Bd. 1 2. u. 3. Heft.

Prowazek, S. v. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig und Berlin (B. G. Teubner).

Quincke, G. (1888): Über die periodische Ausbreitung und Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Bd. 34 S. 791—804.

Rhumbler, L. (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7.

— (1905): Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83.

— (1907): Referat über Dellinger (1907). Zool. Centralbl. 606.

— (1910): Die verschiedenartige Nahrungsaufnahme bei Amöben als Folge verschiedener Kolloidzustände ihrer Oberflächen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30.

Schaudinn, F. (1899): Über den Einfluß von Röntgenstrahlen auf Protozoen. Arch. f. ges. Phys. Bd. 77.

Scheel, K. (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. f. Kupffer. Jena.

Štolc, A. (1906): Plasmodiogonie, eine Vermehrungsart der niedersten Protozoen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21 Heft 1.

— (1910): Über kernlose Individuen und kernlose Teile von Amoeba proteus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29.

Verworn, M. (1888): Biologische Protistenstudien. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.

— (1889): Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.

— (1890): Biologische Protistensudien. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 50.

— (1891): Physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. d. ges. Phys. Bd. 51.

— (1892): Bewegung der lebendigen Substanz. Jena.

— (1896): Polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys. Bd. 62 u. 65.

— (1909): Allgemeine Physiologie. Jena (Gustav Fischer).

Wallich (1863): Ann. and mag. of nat. hist. Vol. 11, 12 u. 13. Cit. aus A. Gruber (1886).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Königl. Institute für Infektionskrankheiten zu Berlin.)

Die Blutprotozoen des Hamsters (*Cricetus frumentarius* Pall.) und ihre Übertragung.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

Wilhelm Nöller, stud. med. vet.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Einleitung.

Da von den Trypanosomen der heimischen Nagetiere bisher nur das *Trypanosoma lewisi* (Kent) ein eingehendes Studium erfahren hat, habe ich mich schon im Herbst 1910 damit beschäftigt, das sehr ähnliche *Trypanosoma criceti* (Lühe), das im Blute des Hamsters (*Cricetus frumentarius* Pall.) vorkommt, zu untersuchen. Obgleich ich 1910 über fünfzig Hamster in Gefangenschaft hielt, konnte ich die Frage nach dem natürlichen Überträger, die noch offen stand, nicht beantworten. Erst im Herbst 1911 gelang es mir, bei meinen sorgfältigeren Untersuchungen, den Überträger aufzufinden. Dabei entdeckte ich eine Hämogregarine, die als die erste in Mitteleuropa in wildlebenden Säugetieren aufgefundene unser Interesse beansprucht.

Trypanosoma criceti Lühe.

Das Hamstertrypanosoma ist von Wittich (1881) entdeckt und von Robert Koch als Trypanosoma erkannt worden. Rabinowitsch

und Kempner haben versucht, Rattentrypanosomen auf Hamster zu übertragen. Alle ihre Versuche sind jedoch ergebnislos geblieben. Auf Grund dieser mißglückten Übertragungsversuche hat Lühe das Trypanosoma trotz seiner großen morphologischen Übereinstimmung mit *Trypanosoma lewisi* als besondere Art angesprochen und *Trypanosoma criceti* genannt. Als vermutlichen Überträger glaubt er den Floh *Ceratophyllus* (*Pulex*) *fasciatus* Bosc annehmen zu müssen, da dieser nach Taschenberg auf dem Hamster vorkommt.

Beschaffung und Haltung der Hamster.

Die Hamster sind in Thüringen in den Ackerbaugegenden weit verbreitet und bilden in vielen Fluren eine Landplage, so z. B. in der Umgegend von Gotha. Ihr Verbreitungsgebiet hört an der Nordgrenze des Thüringer Waldes aus. Meine Hamster stammten aus der Umgebung der Stadt Stadtilm (Schwarzburg-Rudolstadt), die an der Südgrenze des Verbreitungsgebiets der Hamster gegen den Thüringer Wald hin liegt. Da die Hamster dort Mitte Juli bis Ende August ihre Jungen werfen, eignet sich diese Zeit am besten zum Einfangen der Versuchstiere. Dabei verfuhr ich stets so: Das senkrechte Fall- oder Fluchtloch des Hamsterbaues wurde verstopft. Dann wurde der Bau dem schrägen Eingangsloche folgend aufgegraben. Die Hamster ziehen sich so lange zurück, bis ihnen der Ausgang durch das Fluchtloch versperrt ist. Man gräbt nun vorsichtig weiter, bis die Hamster sichtbar werden. Dann faßt man mit doppelt zusammengelegter Sackleinwand die Hamster, die fauchen und wütend um sich beißen, und wirft sie in einen aufgehaltenen Sack, der von einem Gehilfen sofort zugebunden wird. Doch genügt es nicht, nur die Hamster zu sammeln. Um sicher zu sein, daß man alle blutsaugenden Ectoparasiten mit fängt, muß man die Streu des Nestes und die das Lager umgebende Erde sorgfältig verpacken, da sich im Neste die meisten Flöhe aufhalten. Die Aufbewahrung der Hamster geschah in geräumigen Kisten aus Blech oder aus dicken Holzbrettern, die durch einen durchlöcherten, schweren Holzdeckel oder durch ein Drahtgeflecht verschlossen wurden. Gibt man den Hamstern in ihre Käfige genügend frische Erde und außer ihrer Lagerstreu noch etwas trockenes Heu zur Herrichtung eines Lagers, so kann man die Ectoparasiten monatelang erhalten. Während sich in den trockenen Versuchstierkäfigen des Instituts für Infektionskrankheiten in Berlin zwar die Hamster sehr wohl fühlten, gingen dagegen die Ectoparasiten bald zugrunde. Beim Untersuchen der

Hamster ist große Vorsicht am Platze, da besonders die Alten recht kräftig sind und heftig beißen. Um Verluste zu vermeiden, darf man nie Hamster aus verschiedenen Bauen zusammenstecken, auch nie Hamster, die man soeben chloroformiert hat, sofort in den Käfig zu ihrer Familie zurücksetzen, da sonst die Eindringlinge sofort totgebissen werden.

Die Ectoparasiten des Hamsters.

Auf fast allen Hamstern, die ich gefangen habe, kommt als häufigster Blutsauger eine kleine Milbe vor. Sie findet sich besonders häufig an den weniger dicht behaarten Stellen des Hamsters, so an der Kehl-, Brust- und Bauchfläche, und bevorzugt die Innenfläche der Hinterschenkel. Man kann sie schon mit bloßem Auge leicht dadurch von den zahlreichen anderen, nicht blutsaugenden Milbenarten des Hamsternestes, in dem sie sich ebenfalls ziemlich häufig vorfindet, unterscheiden, daß ihr Darm Blut enthält. Sie saugt in den Käfigen, die durch den aufgelegten Deckel teilweise

a b

Textfig. 1. Hamstermilben 50 ×. Phot. Prof. Zettnow.
a) Der mit Blut gefüllte Darm tritt sehr deutlich hervor. b) Exemplar mit × Ei.

verdunkelt sind, auch bei Tage auf den Hamstern. Ihre Länge beträgt 0,4—0,7 mm. Viele Exemplare tragen im Abdomen ein verhältnismäßig großes Ei. Es ist mir nicht gelungen, die Milbe in dem großen Acaridenwerke von Berlese aufzufinden. Auch Herrn Geheimrat Dönitz, dem ich darauf die Milbe übergab und dem ich für seine Mühe danke, ist es nicht gelungen, die Art der Milbe festzustellen. Wahrscheinlich gehört die Milbe zu den Gamasiden (*Laelaps?*). Da ich nur noch wenige Exemplare der Milbe besitze,

muß ich abwarten, bis sich mir Gelegenheit bietet, weitere Exemplare zu sammeln, so daß dann eine exakte Beschreibung möglich ist. Vorläufig verweise ich auf die meisterhaft ausgeführten Mikrophotogramme, nach denen die Textfigur 1 hergestellt ist. Für ihre Herstellung bin ich Herrn Professor Zettnow zum Danke verpflichtet.

Neben diesen blutsaugenden Milben fand ich auf den Hamstern Flöhe mit rudimentären Augen, deren Bestimmung ich Herrn Dr. B. Harms (Berlin) verdanke. Es handelt sich um *Typhlopsylla assimilis* Tschb., einen Floh, der, wie mir Herr Dr. Harms mitteilt, noch nicht auf dem Hamster gefunden worden ist. Dieser Floh bevorzugt den Kopf des Hamsters und findet sich hier am häufigsten in der Umgebung des Maules (Wange, Nase, Kinn) und in der Umgebung der Ohren. Auf den übrigen Körperteilen habe ich ihn seltener gefangen. Die meisten Exemplare erhielt ich beim Durchsuchen der Lagerstreu und der das Lager umgebenden Erde. Weitere blutsaugende Ectoparasiten konnte ich auf den frisch eingefangenen Hamstern nicht auffinden. Als ich aber die Hamster in einem Versuchstierstalle des Instituts für Infektionskrankheiten untergebracht hatte, verschwand *Typhlopsylla assimilis* Tschb. immer mehr und an ihrer Stelle erschien *Ceratophyllus fasciatus* Bosc, der immer häufiger wurde. Da ich auf den frisch gefangenen Hamstern bisher nie *Ceratophyllus fasciatus* gefunden habe, ist es wahrscheinlich, daß die Hamster diesen Floh erst im Institut erhalten haben. Einen weiteren Floh erhielten die Hamster im Institut im Hundefloh (*Ctenocephalus canis* Curtis = *Pulex serraticeps* Tschb. pr. p.), der ja bekanntlich bei der Auswahl seiner Opfer wenig wählerisch ist.

Morphologie und Kultur der Hamstertrypanosomen.

Das Hamstertrypanosoma gleicht dem Rattentrypanosoma so sehr, daß es mir bisher nicht gelungen ist, ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal aufzufinden. Sowohl das spitze Hinterende, wie auch die Gestalt und Lage des Blepharoplasten wie auch die Gestalt und Größe des Trypanosomas stimmen vollkommen überein. Um mir Sicherheit über die Aufstellung von *Trypanosoma criceti* als besondere Art zu verschaffen, stellte ich folgende Versuche an: Vier nicht infizierten weißen Ratten spritzte ich je 0,4 ccm durch Herzpunktion gewonnenen Blutes von einem gut mit *Trypanosoma criceti* infizierten Hamster intraperitoneal ein. Keine der Ratten zeigte während der fünf Wochen langen Beobachtungszeit Trypanosomen im Blute.

Zwei weiteren Ratten spritzte ich den Inhalt eines sehr stark bewachsenen Kulturröhrchens (siebzehntägige Kultur) ein. Keine der Ratten zeigte während der achtzehntägigen Beobachtungszeit Trypanosomen. Auch ist es mir nicht gelungen, die Trypanosomen auf weiße Mäuse und Meerschweinchen zu übertragen.

Die Kultur der Hamstertrypanosomen gelingt sehr leicht im Kondenswasser von Kaninchenblutagar und Hammelblutagar. Zum Beimpfen benutzte ich entweder das aus der gut mit Alkohol abgeriebenen und mit steriler Schere gestutzten Schwanzspitze hervorquellende Blut, das ich mit der Platinöse abnahm, oder ich gewann das Blut durch Herzpunktion. Diese nahm ich nach sorgfältigem Abreiben der Brust mit Alkohol an dem chloroformierten Hamster vor. Selbst die jungen Hamster vertragen die Entnahme von 2 ccm Blut aus dem Herzen meist gut. Die Kulturformen der Hamstertrypanosomen sind ebenso vielgestaltig wie bei *Trypanosoma lewisi.*

Die Übertragung der Hamstertrypanosomen.

Im Sommer 1910 fing ich sechs alte und sechsundvierzig junge Hamster, von denen nur drei alte Hamster eine Infektion mit *Trypanosoma criceti* zeigten. Obgleich alle Hamster blutsaugende Milben hatten, fand innerhalb von zwei Monaten keine Neuinfektion der Jungen statt, deren Mütter infiziert waren. Flöhe habe ich 1910 auf keinem meiner Hamster gefunden. Das lag wohl daran, daß ich beim Einfangen keinen Wert darauf legte, das Nest mitzunehmen. Ende August 1911 fing ich zehn Hamster (sieben junge, drei alte), von denen sieben infiziert waren (die drei Alten und vier Junge). Die Hamster, deren ganzes Lager ich mitgenommen hatte, zeigten neben den blutsaugenden Milben eine Anzahl Flöhe der Spezies *Typhlopsylla assimilis* Tschb. In zahlreichen Ausstrichen von den Milben fand ich keine Trypanosomen, während ich in den Flöhen reichlich unveränderte und weiterentwickelte („kleine") Trypanosomen, nachweisen konnte. Da es mir nicht gelang, die nicht infizierten Jungen einer Familie von Flöhen frei zu halten, zeigten sie Anfang November eine Neuinfektion mit *Trypanosoma criceti.* Im Institute für Infektionskrankheiten fand ich die Hamstertrypanosomen auch in *Ceratophyllus fasciatus* und in den Hundeflöhen, die ich von infizierten Hamstern absammelte. Es fanden sich bei beiden Flöhen unveränderte Trypanosomen in dem frisch aufgenommenen Blute des Ventriculus, während die weiterentwickelten, kleinen Trypanosomen an den Wänden des Enddarmes [Dünndarm und Rectum]

angeheftet waren. Intracelluläre Formen im Epithel des Ventriculus habe ich bisher nicht gefunden, da ich keine experimentellen Übertragungsversuche habe vornehmen können.

Epidemiologie.

Die Infektionen mit *Trypanosoma criceti* sind meist erheblich schwächer als die mit *Trypanosoma lewisi*. Es ist mir bisher nicht gelungen, bei Hamstern eine so starke Infektion zu beobachten, wie sie bei weißen Ratten regelmäßig eintritt. Bei den Anfang November frisch infizierten Hamstern waren die Trypanosomen Ende Dezember so selten geworden, daß ich lange nach einem Exemplare suchen mußte. Ebenso spärlich waren die Trypanosomen im Blute der Hamster, die ich Ende August mit starker Infektion eingefangen hatte. Ob und wann im Frühjahre oder im Sommer die Trypanosomen bei diesen Exemplaren wieder in größerer Menge auftreten, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Leucocytogregarina criceti nov. spec.

Im Herbste 1910 habe ich eine große Anzahl der auf den Hamstern blutsaugenden Milben untersucht, ohne Blutprotozoen zu finden. Ende August 1911 stellte ich wiederum eine Anzahl von Milbenausstrichen her, die ich in Alkohol fixierte und nach Giemsa färbte. Im Ausstriche einer dieser Hamstermilben fand ich eine große Menge von Sporocysten einer Hämogregarine. Da die Milben nur auf den eingefangenen Hamstern Blut gesogen hatten, so untersuchte ich deren Blut oft sorgfältig frisch und im gefärbten Ausstriche auf Hämogregarinen, aber stets ohne Erfolg. Ende September bemerkte ich am rechten Ohre eines jungen Hamsters eine entzündliche Schwellung. Der Rand des Ohres zeigte sich stark verdickt, und durch die straff gespannte, glänzende Haut schimmerte eine weiße Masse. Die Blutgefäße des Ohres waren außerordentlich stark angeschwollen und konnten bis in ihre feinsten Verästelungen verfolgt werden. Beim Drücken des Ohrrandes platzte die Haut an einer Stelle und es quoll eine weiße, eiterig käsige Masse hervor. Diese zeigte sich bei der mikroskopischen Prüfung vorwiegend aus polymorphkernigen Leucocyten zusammengesetzt, denen wenig Leucocyten mit kompakterem Kerne beigemischt waren. Zwischen den Leucocyten sah ich viele, unbewegliche Hämogregarinen, die ich im gefärbten Ausstriche auch in den Leucocyten nachweisen konnte.

Da der Abszeß aufgebrochen war, trat nach Verlauf einer Woche Heilung ein und die Hämogregarinen verschwanden aus dem Ohre. Trotz sorgfältiger Untersuchung habe ich sie weder während des Verlaufes der Eiterung noch späterhin im Blute auffinden können. Daß der betreffende Hamster in der Tat keine Allgemeininfektion bekam, bewies seine Sektion, die ich Ende Dezember in Berlin vornahm. Trotz sorgfältigster Untersuchung der Lunge, der Leber, der Milz, des Knochenmarkes und der Nieren konnte ich keine Hämogregarine auffinden. Leider konnte ich die Mutter dieses Hamsters nicht sezieren, da sie im Käfige verendete. Als ich den Kadaver fand, war die Fäulnis bereits so weit vorgeschritten, daß eine Untersuchung unmöglich war. Bei anderen Hamstern, die ich zerlegt habe, fand ich bisher keine Hämogregarinen. Auch sind meine Bemühungen, in der Hamstermilbe weitere Stadien der Sporogonie aufzufinden, ohne Erfolg geblieben, was nicht zu verwundern ist, da die Milben, die ich mit den Hamstern nach Berlin gebracht hatte, sich hier stark verringerten und bald ausstarben. Vielleicht trägt daran neben den trockenen Käfigen auch die vorgerückte Jahreszeit Schuld.

Morphologie.

Die in der Eitermasse vorkommenden freien Hämogregarinen (Merozoïten) zeigen Würmchenform und hatten eine durchschnittliche Länge von 15—18 μ bei einer Breite von 2—3 μ. Zum Teile

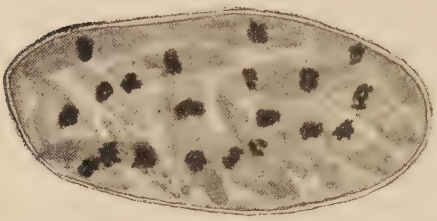
a b

Textfig. 2. a) Freie Hämogregarine aus dem Hamsterohr. 1950 ×.
b) Hämogregarine in einem Leucocyten. 1950 ×.

zeigten sie sich gerade ausgestreckt, häufiger waren beide Enden nach derselben Seite gebogen, so daß die Hämogregarine eine schwach sichelförmige Krümmung bekam. Das Protoplasma ist ziemlich feinwabig, und enthält oft kleine nach Giemsa sich rot färbende Körnchen, die wohl als metachromatische Körnchen aufzufassen sind. Der Kern liegt nahe der Mitte des „Würmchens". Über seinen Bau kann ich aus den Giemsa-Präparaten keine Schlüsse ziehen, da ich

infolge des schnellen Abheilens der Eiterung keine Feuchtausstriche herstellen konnte. Häufig waren die beiden Enden der Hämogregarine zusammengebogen, so daß sie Kugel- oder Knäuelform annahm. Alle diese Formen der Hämogregarine fanden sich häufig intracellulär in den Leucocyten, und zwar scheinen die Leucocyten mit kompakterem Kerne vor denen mit zerklüfteten Kerne merklich bevorzugt zu sein.

Die Sporocysten aus der Hamstermilbe sind oval, von einer doppelt konturierten Membran umhüllt und ca. 25—30 μ lang und 12—14 μ breit. In der Hülle liegen die Sporozoïten in wechselnder Zahl (ungefähr 15—25 in einer Sporocyste). Die freien, reifen Sporozoïten sind merklich plumper als die „Würmchen“ aus dem Hamster. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 15—17 μ, ihre Breite 2,5—5 μ. Das Protoplasma zeigt eine deutlich wabige



Textfig. 3.
Sporocyste aus der Hamstermilbe.
1950 ×.

Textfig. 4.
Reife Sporozoiten aus der Hamstermilbe.
1950 ×.

Struktur. Neben dem Kerne läßt sich in der einen Hälfte des Sporozoïten meist ein größerer, dichterer Plasmabezirk nachweisen, der nach Giemsa eine rötliche Färbung annimmt. Über den Sitz der Hämogregarine in der Milbe kann ich vorläufig keine Angaben machen, da ich das einzige infizierte Exemplar zur Herstellung eines Ausstriches zerdrückt habe.

Die Infektionsweise.

Nur Miller hat bisher mit Säugetierhämogregarinen positive Übertragungsversuche ausgeführt. Er erhielt eine Infektion von weißen Ratten, wenn er infizierte Exemplare von *Laelaps echidninus* Berlese verfütterte. Er hält die Infektion durch Verschlucken der Milben für die normale. Mein Befund spricht dafür, daß die Hamstermilben den Hamster auch durch ihren Stich mit Hämogregarinen infizieren können, da bei dem betreffenden jungen Hamster die

Hämogregarinen sich in einem Eiterherde am Ohre fanden. Ob solchen lokalen Eiterungen eine Infektion von Leber, Milz und Knochenmark folgt, in welchen Organen die Schizogonie der Hämogregarine stattfindet und welche pathogene Wirkung die Hämogregarine dann auf den Hamster ausübt, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Zum Schlusse danke ich Herrn Geh. Obermedizinalrat Prof. Dr. Gaffky für den Arbeitsplatz, den ich im Institute für Infektionskrankheiten erhielt, und Herrn Prof. Dr. Hartmann für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

Literaturverzeichnis.

Koch, R. (1881): Zur Untersuchung von pathogenen Organismen. Mitteil. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 1 p. 8.

Lühe, M. (1906): Die im Blute schmarotzenden Protozoen uud ihre nächsten Verwandten. in: Mense, C., Handbuch der Tropenkrankheiten, Leipzig 1906, Bd. 3 p. 111.

Miller, W. W. (1908): Hepatozoon perniciosum (u. g., n. sp.); a haemogregarine pathogenic for white rats; with a description of the sexual cycle in the intermediate host, a mite (Lelaps echidninus). Treasury Department Public Health and Marine Hospital Service of the United States. Hygienic Laboratory, Bulletin Nr. 46.

Noller, W. (1912): Über Blutprotozoen einheimischer Nagetiere und ihre Übertragung. Vortrag vor der Berl. Mikrobiol. Gesellsch. am 13. Febr. 1912. Sitz.-Ber. in der Berl. klin. Wochenschr. 1912 Nr. 11, 11. März, p. 528.

Rabinowitsch, L. u. Kempner, W. (1899): Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 30 p. 251—291.

Wittich, v. (1881): Spirillen im Blut von Hamstern. Centralbl. f. med. Wiss. 1881 Nr. 4. (Mir nicht zugänglich.)

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Königl. Institute für Infektionskrankheiten zu Berlin.)

Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe.

Von

Wilhelm Nöller, stud. med. vet.

(Hierzu 5 Textfiguren.)

Einleitung.

Trotz der großen Sorgfalt, mit der man in den letzten Jahren die Übertragung verschiedener Trypanosomen studiert hat, ist es bis jetzt nur bei wenigen gelungen, den Übertragungsmechanismus lückenlos aufzudecken. So ist bei *Trypanosoma lewisi* Kent, über dessen Übertragung schon eine ganze Reihe von Arbeiten erschienen sind, der normale Infektionsmodus vollkommen unbekannt geblieben. Deshalb erschien es mir ratsam, die bisher aufgestellten Theorien experimentell nachzuprüfen und den Übertragungsmechanismus genau zu untersuchen.

Die Überträger von *Trypanosoma lewisi* Kent.

Die Übertragung von *Trypanosoma lewisi* durch Rattenläuse (*Haematopinus spinulosus* Burm.) ist von Nuttall, Novy und Baldrey nachgewiesen worden. Viel leichter als durch Läuse geschieht die Übertragung durch Flöhe. Rabinowitsch und Kempner erzielten zuerst Infektion durch Flöhe (Art der Flöhe nicht angegeben). Nuttall erzielte eine Übertragung durch *Ceratophyllus fasciatus* Bosc

und *Ctenophthalmus agyrtes* Heller. Swellengrebel und Strickland nahmen an, daß vielleicht manche von den crithidiaförmigen Flagellaten, deren Ruhestadien sie im Hundefloh (*Ctenocephalus canis* Curtis) fanden, Entwicklungsstadien von *Trypanosoma lewisi* darstellen. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme haben sie nicht gebracht. Swingle beobachtete eine Entwicklung der Rattentrypanosomen in einer *Ceratophyllus*-Art, die dem *Ceratophyllus lucifer* Rothsch. nahesteht und in *Pulex* spec., vielleicht *Pulex brasiliensis*. Mir ist es gelungen, durch den Hundefloh *Trypanosoma lewisi* zu übertragen. Außerdem habe ich in *Ctenopsylla* (*Typhlopsylla*) *musculi* Dugès die Entwicklung der Rattentrypanosomen gefunden. Zweifellos werden weitere Untersuchungen zeigen, daß alle auf den Ratten vorkommenden Puliciden imstande sind, die Rattentrypanosomen zu übertragen.

Die bisher angestellten Übertragungsversuche.

Eine Reihe von Arbeiten beschäftigen sich damit, zu ermitteln, wie die Übertragung durch Flöhe und Läuse stattfindet. Prowazek glaubte, in der Rattenlaus eine geschlechtliche Entwicklung der Trypanosomen nachweisen zu können. Er vermutete, gestützt auf das — allerdings seltene — Vorkommen von Trypanosomen im Cölom der Laus, daß die Trypanosomen durch das dorsale Blutgefäß in die Nähe des Saugorgans gelangen, in dieses eindringen und beim Saugakte in die Wunde eingeführt werden. Indessen sind die Tatsachen, die er für seine Anschauung beibringt, keineswegs überzeugend. Er hat auch die Richtigkeit seiner Ansicht nicht durch Experimente beweisen können. In den Fäces der Läuse hat er keine Trypanosomen gesehen, obgleich er angibt, daß gerade im Enddarme die Hauptansammlungen der Trypanosomen anzutreffen sind. Baldrey hat Experimente angestellt, die zeigen, daß die Laus nach dem infizierenden Saugakte eine nicht infektiöse Periode von 5—10 Tagen zeigt, nach deren Ablauf sie erst infizieren kann. Daraus geht hervor, daß die Übertragung keine rein mechanische ist. Da er zu seinen Versuchen jedesmal eine größere Anzahl von Läusen benutzte, ist es ihm nicht gelungen, den Infektionsmodus festzustellen. Es bleibt neben der Möglichkeit der Infektion durch den Saugakt die der Infektion per os (Verschlucken der Läuse) und der Infektion durch die Exkremente der Läuse bestehen. Manteufel hat mit Läusefäces keine Ratten infizieren können. Gonder hat neuerdings nachgewiesen, daß sich auch während der Periode,

während der die Läuse nach Baldrey in der Regel nicht infizieren, in den Läusen infektiöse Trypanosomen vorfinden.

Was den Infektionsmodus der Flöhe anbetrifft, so haben schon Rabinowitsch und Kempner gezeigt, daß Flöhe, die man von infizierten Ratten auf gesunde setzt, diese infizieren. Diese Versuche sind von Nuttall u. a. wiederholt worden. Dabei zeigte sich, daß Flöhe viel leichter und sicherer infizieren als Läuse. Swellengrebel und Strickland bemühten sich, zu ermitteln, auf welche Weise die Flöhe die Ratten infizieren. Sie erbrachten den Nachweis, daß eine mechanische Infektion vorkommen kann, wenn Flöhe während des Saugens auf einer infizierten Ratte unterbrochen werden und unmittelbar darauf den Saugakt auf einer gesunden Ratte fortsetzen. Beiden Forschern gelang es nicht, durch den Stich von Flöhen, die längere Zeit vorher an einer infizierten Ratte gesogen hatten, gesunde Ratten zu infizieren, während eine Infektion eintrat, wenn sie diese Flöhe frei auf die Ratte setzten. Sie heben mit Nachdruck hervor, daß sich die Trypanosomen fast ausschließlich in den hinteren Darmabschnitten festsetzen und vermehren. Sie haben an die Möglichkeit einer Infektion durch die Exkremente des Flohes, die auf die Haut fallen, gedacht, doch haben sie diese Möglichkeit als unwahrscheinlich hingestellt, da es ihnen nicht gelungen ist, während des Saugaktes bei den Rattenflöhen Fäcesabgabe zu beobachten. Auch haben sie in den Exkrementen der Flöhe die Trypanosomen nur ausnahmsweise nachweisen können. Minchin und Thomson haben dann festgestellt, daß Rattenflöhe, die sie an einer infizierten Ratte nur einmal saugen ließen, nicht die Ratten infizierten, auf die sie die Flöhe an den nächsten Tagen setzten, sondern daß erst die Ratten infiziert wurden, auf die sie die Flöhe mindestens 6—7 Tage nach dem infizierenden Saugakte setzten. Darauf stellte Strickland Versuche an, durch die er exakt nachwies, daß sich die Ratten leicht infizieren, wenn sie infizierte Flöhe verschlucken. Diesen Weg hielt Strickland für die normale Infektion. Auf diese Arbeit erwiderten Minchin und Thomson, daß es ihnen gelungen ist, durch einen Floh mehrere Ratten hintereinander zu infizieren. Für den Infektionsweg halten sie die Regurgitation von Trypanosomen in die Stichwunde. In der nächsten Veröffentlichung beschreiben sie eine intracelluläre Vermehrungsweise der Rattentrypanosomen, die in den Epithelzellen des Flohmagens 12—36 Stunden nach dem infizierenden Saugakte stattfindet. Sie berichten, daß diese Vermehrungsweise nur bei wenigen Flöhen vorkommt. Sie halten sie für wesentlich für das Zustandekommen einer dauernden Infektion

des Flohes, indem nur diejenigen Flöhe eine bleibende Infektion erwerben sollen, in deren Magenepithel die Trypanosomen diese Vermehrungsweise durchgemacht haben.

Bei ihren Übertragungsversuchen haben Minchin und Thomson die Flöhe frei auf die Ratten gesetzt und auf diesen einen oder mehrere Tage gelassen. Darum ist ihnen der Beweis für die Infektion durch den Stechakt nicht geglückt. Swellengrebel und Strickland ließen die Flöhe durch Gaze stechen. Auch bei dieser zweifellos schon besseren Versuchsanordnung genießen die Flöhe noch so viel Freiheit, daß sie dem Experimentator viel Ärger bereiten können. Da es mit Hilfe dieser Methoden schwer oder unmöglich war, die Frage nach dem Infektionsmodus zu klären, sann ich darauf, meine Versuche so anzuordnen, daß jede Zweideutigkeit in den Ergebnissen ausgeschlossen war. In der Tat ist es mir durch die Einführung einer bisher noch nie bei Übertragungsversuchen angewandten Methode geglückt, die Frage nach dem Infektionswege sicher zu entscheiden. Auch gelingt es mit meiner Methode, die Verwechslung der Trypanosomenstadien im Floh mit den bei Flöhen parasitierenden Leptomonaden (und Crithidien) mit Sicherheit auszuscheiden.

Die benutzten Flöhe.

Um meine Übertragungsversuche ohne Schwierigkeiten ausführen zu können, sah ich mich in den Stallungen des Instituts für Infektionskrankheiten nach einem Floh um, der stets in großer Menge zu sammeln war. Die Ratten zeigten meist gar keine oder nur wenige Flöhe der Species *Ceratophyllus fasciatus* Bosc und *Ctenopsylla musculi* Dugès. Nur auf einigen Ratten fand ich größere Mengen von *Ctenopsylla musculi* Dug. Diese waren dann fast am ganzen Körper, vor allem aber am Kopfe mit Flohfäces bedeckt. Abgesehen von den großen Haustieren Pferd, Rind und Schaf zeigten fast alle Versuchstiere ziemlich viel Flöhe. Ich sammelte eine große Menge von Affen, Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen ab und übergab sie Herrn Dr. B. Harms, der sie mir als Hundeflöhe (*Ctenocephalus canis* Curtis = *Pulex serraticeps* Taschenberg pro parte) bestimmte. Da ich bei der Untersuchung des Hamstertrypanosomas beobachtet hatte, daß es sich im Hundefloh gut entwickelt, war ich überzeugt, daß auch *Trypanosoma lewisi* durch ihn übertragen werden könnte, und ich beschloß, meine Versuche mit dem Hundefloh anzustellen.

Ehe ich meine Versuche begann, präparierte ich über 250 Hundeflöhe, um mir Klarheit zu verschaffen, ob die Flöhe schon zum Teil mit trypanosomenähnlichen Flagellaten infiziert sind.

Einfangen der Flöhe.

Da es beim Präparieren der Flöhe sehr wichtig ist, möglichst große Exemplare mit prall gefülltem Darme zu erhalten, so habe ich stets nur frisch vom lebenden Tiere abgesammelte Flöhe verwendet. Sammelt man die Flöhe vom erkalteten Tiere ab oder liest man die beim Chloroformieren abgefallenen Flöhe auf, so fällt sofort auf, daß diese Exemplare viel kleiner und unscheinbarer sind als die vom lebenden Tiere abgesammelten. Die eine Erklärung für diese Tatsache hat Harms gegeben, indem er beobachtete, daß die weiblichen Flöhe auf dem erkalteten Kadaver ihre Eier ablegen, ehe sie ihn verlassen. Außerdem ist noch daran schuld, daß die Flöhe auf dem kalten Kadaver oder unter dem Einflusse des Chloroforms nicht nur nicht Blut saugen können, sondern vielleicht noch ihren Darminhalt schnell zu entleeren scheinen. Als den günstigsten Jagdgrund für Flöhe habe ich junge oder ausgewachsene, hellgefärbte Hunde benutzt. Durch die auf dem ganzen Felle, besonders aber hinter den Ohren und im Nacken des Hundes verstreuten Kotklümpchen der Flöhe ist von vornherein leicht zu erkennen, ob viele Flöhe vorhanden sind. War dies der Fall, so fing ich die Flöhe nach Zurückstreichen der Haare mit einer Pinzette mit runder, breiter Spitze und warf sie in die vorrätigen Reagenzgläser. Nur dann, wenn keine Hunde mit einer genügenden Anzahl von Flöhen vorhanden waren, suchte ich Kaninchen ab, auf denen die Flöhe auf dem Kopfe zwischen den Ohren und im Genick oft in solchen Mengen auftreten, daß jene Stellen ganz kahl und mit Flöhen und Flohkot bedeckt sind.

Anatomie des Darmkanales des Hundeflohes.

Der Verdauungstraktus beginnt mit den durch die neueren Forschungen der Aphanipterologen genau studierten Mund- und Saugwerkzeugen. An diese setzt sich das mit Chitin ausgekleidete Stomadaeum an, das aus Ösophagus und Proventriculus besteht. Der Ösophagus bildet eine enge Röhre, die durch die drei Thoracalsegmente hindurch in das Abdomen zieht und im ersten Abdominalsegmente in den Proventriculus (= Vormagen, Kaumagen)

mündet. Dieser ist glockenförmig. Er hat eine starke Muscularis und ist innen mit einer großen Anzahl von regelmäßig angeordneten braunen Chitinspangen besetzt. Darum erscheint er am herauspräparierten Darme als ein mit bloßem Auge deutlich sichtbares dunkles Pünktchen. An ihn schließt sich der Ventriculus (Magen, Verdauungsmagen, Mitteldarm, Chylusdarm) an. Dieser ist entodermaler Abkunft und deshalb nicht chitinisiert. Seine Tunica elasticomuscularis ist von außerordentlich langen Epithelzellen (den „Zottenzellen" nach Landois) besetzt, die die Verdauung besorgen. Die abgestoßenen Zellen werden von den Proliferationsstellen aus bald ersetzt. Mit der Valvula pylorica, in die die vier Malpighischen Gefäße einmünden, beginnt das ectodermale und deshalb mit Chitinbelag versehene Proctodaeum. Dieser Teil ist für die Flagellaten im Floh von größter Bedeutung, weshalb ich auf seinen Bau besonders eingehe. An den Pylorus schließt sich der sog. Dünndarm an, der dem Ileum und Colon anderer Insekten entspricht und in das stark erweiterte, blasenförmige Rectum einmündet. Ileum und Colon bilden eine lange, verhältnismäßig enge Röhre, deren Wand häufig Längsfalten zeigt. Beide Abschnitte sind nicht deutlich voneinander verschieden und gehen ohne Grenze ineinander über. Das Ileum bildet bei seinem Ansatze an die enge Pylorusklappe, die sich als ein in das Lumen vorspringender Wulst zeigt, eine gewölbartige Ausbuchtung, deren Wände von dem Nahrungsstrome fast nicht getroffen werden. Die verdauten Blutmengen werden stoßweise aus dem Ventriculus durch die Valvula pylorica in das Ileum ergossen und von dem Ileum und Colon durch eine lange, nach hinten fortschreitende Dilatationswelle in das Rectum geführt, ein Vorgang, den man am frisch herauspräparierten Flohdarm bei Betrachtung ohne Deckglas in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung bei schwacher (75 ×) Vergrößerung häufig verfolgen kann. Das Rectum bildet eine erweiterte Blase mit stark muskulöser Wand und mündet hinter der Sinnesplatte. In sein Lumen hinein hängen sechs eichelförmige Gebilde, die sog. „Rectaldrüsen" (Landois) oder Rectalorgane.

Von blasenförmigen Speicheldrüsen sind zwei Paare vorhanden, die ungefähr im ersten Abdominalsegmente auf dem Ventriculus liegen. Jedes Paar schickt einen langen, engen Ausführungsgang durch den Thorax nach vorne.

Die Lage der Eingeweide stellt sich wie folgt. Der Proventriculus liegt im ersten Abdominalsegmente in Kopfhöhe. Von ihm aus zieht der Ventriculus in der Nähe des unteren Abdominalrandes hinab, und endet hier im Bereiche des sechsten oder siebenten Ab-

dominalsegmentes. Ileum und Colon steigen in einem Bogen dorsal hinauf zur Rectalblase, die an gut vollgesogenen Flöhen deutlich mit bloßem Auge zu erkennen ist. Das kurze Rectum mündet im Chitinstücke des zehnten Abdominalsegmentes, also unmittelbar unter der Sinnesplatte, die vom Tergit des neunten Abdominalsegmentes getragen wird. Den dorsalen Raum über dem Darmkanale füllen die Geschlechtsdrüsen, das Herz und die blasenförmigen Speicheldrüsen aus.

Die Präparation der Flöhe.

Da die Präparation nur an großen, prall mit Nahrung gefüllten Flöhen leicht vorzunehmen ist, benutzte ich, wie gesagt, nur soeben vom lebenden, nicht chloroformierten Hunde abgefangene Flöhe. Da außerdem die Hundeflohweibchen fast doppelt so groß sind wie die Männchen, habe ich fast ausschließlich Weibchen präpariert. Als einzige Instrumente zur Präparation sind einige feine, scharf geschliffene Messer mit scharfer Spitze nötig, doch dürften nach Art der Mückenmesser zugeschliffene, ca. 1 mm dicke Präpariernadeln noch bessere Dienste leisten. Zuerst versuchte ich, den Floh nach Abtrennung von Kopf und Thorax in einem Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung unter dem Präpariermikroskop so zu präparieren, daß ich sorgfältig ein Chitinsegment nach dem anderen mit dem Messerchen, das ich in der rechten Hand hielt, abzupfte, während ich mit dem Messerchen der linken Hand das Tergit des sechsten oder siebenten Segmentes festhielt. Doch gelingt es auf diese Weise nur schwer, den Darmkanal ohne Verletzung herauszupräparieren. Nach vielen Versuchen fand ich folgende Methode, die ein viel sicheres Ergebnis liefert und viel weniger Zeit erfordert. Ich legte den in 30 proz. Alkohol betäubten Floh in ein Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung auf einen Objektträger. Diesen brachte ich auf eine weiße Glasscheibe. Dann präparierte ich mit bloßem Auge. Der erste Schnitt wird mit schräg auf den Objektträger aufgesetzten Messern, deren Schneiden sich kreuzen, zwischen Thorax und Abdomen so geführt, daß beide Teile voneinander getrennt werden. Kopf und Thorax sind einer weiteren Präparation schwer zugänglich. Deshalb tut man gut, diesen Teil, falls man ihn untersuchen will, sofort zu fixieren und später einzubetten. Ist der Thorax abgetrennt, so quillt in der Regel aus dem Abdomen schon der Proventriculus (mit einem Stücke des Ösophagus) und der vordere Teil des deutlich erkennbaren Ventriculus hervor. Ist das nicht der Fall, so bringt ein schwacher Druck mit einer Messerspitze auf

den Raum dorsal über dem hinteren Teile des Ventriculus, also auf das fünfte bis siebente Tergit, die vorderen Darmabschnitte mit den vier blasenförmigen Speicheldrüsen und in der Regel noch die Ovarien, die jenen Raum ausfüllen, zum Hervorquellen. Ehe der Darm herausgezogen werden kann, muß das Rectum kurz vor dem Anus durchschnitten werden, weil sonst das Ileum kurz hinter der Valvula pylorica oder das Colon vor der Ansatzstelle am Rectum abreißt. Um die Rectalblase mit den sechs Rectalorganen nicht zu zerschneiden, muß der Schnitt unmittelbar vor der mit bloßem Auge deutlich sichtbaren Sinnesplatte ausgeführt werden. Man schneidet der Basis der Sinnesplatte parallel unmittelbar vor ihr mit gekreuzten Messerchen so, daß das neunte und zehnte Segment abgetrennt werden. Dann hält man mit der Spitze des Messerchens der linken Hand das Abdomen auf dem Objektträger fest und zieht mit der Spitze des rechten Messers, die man vorsichtig auf den Ventriculus oder Proventriculus aufsetzt, den Darmkanal nach vorn heraus. Dem Ventriculus liegen in der Regel die beiden Paare der blasenförmigen Speicheldrüsen auf. Da fast stets die Eiröhren mit den vorderen Darmabschnitten aus dem Abdomen hervorquellen, so genügt es meist schon, diese mit dem Messerchen der rechten Hand aus dem Abdomen nach vorn herauszuziehen. In der Regel zieht sich mit ihnen der ganze Darmkanal heraus. In diesem Falle setzt man sich nicht der Gefahr aus, den Ventriculus mit der Messerspitze zu verletzen.

Sollte ja einmal das Rectum beim Herausziehen abreißen, so gelingt es leicht, dieses durch Abreißen des siebenten und achten Abdominalsegmentes und durch Auseinanderziehen der Chitinteile freizulegen. Bei einiger Übung erfordert die Präparation eines Flohes auf diese Weise höchstens drei bis fünf Minuten.

Technik beim Einbetten und beim Herstellen der Ausstriche.

Sehr oft ist es rätlich, den herauspräparierten Darmtractus im ganzen einzubetten und zu schneiden. Dann habe ich 24 Stunden in Sublimatalkohol fixiert, in Jodalkohol ausgewaschen, entwässert und nach ungefähr halbstündigem Verweilen in Xylol mit erwärmten Pipetten den Flohdarm in Xylol-Paraffin, weiches Paraffin und dann hartes Paraffin übergeführt. In der Regel genügt ein halbstündiges Verweilen in jeder Station im Thermostaten bei 60° C. Ist jedoch der Ventriculus stark mit Blut gefüllt, so muß man ihn mindestens eine Stunde in Xylol und ebensolange in Xylolparaffin liegen

lassen. Die Blöcke stellte ich in Uhrschälchen her, wobei ich den Darm aufs Sorgfältigste orientierte. Bettet man chitinhaltige Teile ein, so ist es rätlich, an Stelle des Xylols Chloroform zu verwenden und das Objekt je 12—24 Stunden in den einzelnen Paraffinstufen verweilen zu lassen. Bei der Herstellung von Feuchtausstrichen eines Darmteiles müssen von diesem die anderen Darmabschnitte sorgfältig abgeschnitten werden. Dann bringt man den betreffenden Darmabschnitt in ein möglichst kleines Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung auf ein Deckglas, zerzupft ihn etwas mit den Präpariermesserchen, legt ein zweites Deckglas auf und kontrolliert unter dem Mikroskope, ob die Parasiten zwischen den Deckgläschen genügend verteilt sind. Ist das nicht der Fall, so genügt ein leichtes Zusammendrücken oder geringes Verschieben der Deckgläser gegeneinander. Ist das geschehen, so zieht man beide Deckgläser schnell voneinander ab und läßt sie sofort mit der Schichtseite nach unten auf den heißen Sublimatalkohol fallen. Bei der Herstellung von Trockenausstrichen müssen ebenso alle überflüssigen Darmabschnitte abgetrennt werden und der Ausstrich muß mit möglichst wenig physiologischer Kochsalzlösung hergestellt werden, damit der Ausstrich augenblicklich trocknet. Das Verfahren, den ganzen Floh zu zerzupfen und so einen Ausstrich herzustellen, ist selbst zu Diagnosezwecken absolut unbrauchbar, da oft der winzige Enddarm, in dem die Flagellaten meist sitzen, unverletzt bleibt und so bei stark infizierten Flöhen im Ausstriche keine Flagellaten aufzufinden sind

---

Leptomonas spec., ein parasitischer Flagellat des Hundeflohes.

Von großem Interesse für meine Übertragungsversuche war die Tatsache, daß von zweihundert im November und Dezember von Hunden abgesammelten Hundeflöhen vierundzwanzig Exemplare im Enddarme einen Flagellaten der Gattung *Leptomonas* beherbergten. Swellengrebel und Strickland haben die ovalen Ruhestadien des Flagellaten aufgefunden und abgebildet, ohne jedoch weiter zu untersuchen, ob es sich um spezifische Flohparasiten handelt.

Morphologie.

Die Flagellaten haben in der Regel eine runde oder ovale Gestalt (Fig. 1). Die ovalen Formen messen ungefähr 3—4 μ in der Länge

und 2—3 μ in der Breite; die runden Formen haben einen durchschnittlichen Durchmesser von 2—4 μ. Selten kommen Formen mit zugespitztem Hinterende vor. Diese sind dann meist etwas länger (5—6 μ) und schmaler. Der Kern ist ein typischer Caryosomkern mit wenig Außenchromatin. Sein Durchmesser beträgt 1 μ. Vor ihm liegt der quergestellte Blepharoplast, von dem die Geißel entspringt. Ihre Länge beträgt 2,5—7 μ. Die runden Formen zeigen

Fig. 1. *Leptomonas* spec. aus dem Hundefloh, feucht fixiert. Heidenhain 1950 ×.

oft keine Geißel. Die Ausbildung einer undulierenden Membran habe ich bei diesem Flagellaten nie gefunden. Doch lasse ich es dahingestellt, ob der Flagellat nur das ovale Ruhestadium eines schlankeren, beweglichen Parasiten darstellt oder ob er von *Crithidia pulicis* Porter zu scheiden ist. In diese Fragen können erst exakte Infektionsversuche Klarheit bringen.

Sitz der Flagellaten im Floh.

Der Parasit sitzt ebenso wie die Trypanosomen beim Floh im Enddarme. Bei spärlicher Infektion ist er vorzugsweise hinter dem Pylorus in dem erweiterten Anfangsteile des Ileums anzutreffen. Bei fortgeschrittener Infektion bildet er eine dichte Auskleidung des gesamten Dünndarms und des Rectums (Fig. 2). Er bildet dann auf der Dünndarmwand oft eine so dicke Schicht, daß das ganze Lumen von der Flagellatenmasse ausgefüllt wird. Beim Pressen des Darmes lösen sich die Flagellaten nicht einzeln, sondern in ganzen Fetzen und Klumpen los, die aus Dutzenden bis Hunderten der ovalen Formen bestehen. Die Geißeln sind in den Klumpen zentral gerichtet und verflochten, so daß eine dichte Rosette zustande kommt. Bei starker Infektion kann man schon mit schwacher Vergrößerung

Fig. 2.
Schnitt durch den Dünndarm eines mit *Leptomonas* spec. infizierten Hundeflohes. 750 ×. (Phot. von Prof. Zettnow.)

(75 ×) erkennen, ob der eben herauspräparierte Darm infiziert ist, da die Parasiten durch die durchsichtigen Enddarmwände hindurch deutlich erkennbar sind. Das Gebiet des Parasiten reicht bis zur Einmündung der Malpighi'schen Gefäße. Nur einmal habe ich im Ventriculus einen Parasitenhaufen gesehen.[1])

Ist *Leptomonas* spec. ein spezifischer Flohparasit?

Als ich in den Stallungen des Institutes für Infektionskrankheiten den Flagellaten aufgefunden hatte, wurde mir der Einwand gemacht, der Parasit könne von einigen Kalaazarhunden stammen und die Entwicklungsform von Leishmania darstellen. Um diesen Einwand zu widerlegen, fing ich eine große Anzahl von Hundeflöhen in einem Stalle, in dem keine Kalaazarhunde untergebracht waren, und in der Tat fand sich der Parasit auch hier, während unter siebzehn von einem Kalaazarhunde abgesammelten Flöhen keiner Flagellaten zeigte. Den sichersten Beweis dafür, daß der Flagellat mit den Kalaazarhunden nicht in Beziehung stand, lieferte mir die Untersuchung von Hundeflöhen aus der Poliklinik der Königl. Tierärztl. Hochschule. Herrn Professor Regenbogen bin ich für die Erlaubnis zur Benutzung der Hunde und zur Sektion vergifteter Exemplare zum Danke verpflichtet. Von 25 im Dezember in der Tierärztlichen Hochschule abgesammelten Hundeflöhen zeigten nicht weniger als sechs eine Infektion mit den Flagellaten. Der hohe Prozentsatz (12 % aller Hundeflöhe zeigten im November und Dezember die Flagellaten) spricht deutlich gegen den Einwurf, die Flagellaten seien als Entwicklungsstadien von Trypanosomen aufzufassen. Es ist undenkbar, daß jeder achte Hundefloh schon

[1]) Von anderen parasitischen Protozoen findet sich beim Hundefloh sehr häufig (in 50—95 Proz.) die von Minchin entdeckte *Malpighiella refringens*. Außerdem habe ich bei ca. 6 Proz. der von Hunden abgesammelten Hundeflöhe einen Vertreter der Gattung *Nosema* gefunden, dem ich den Namen *Nosema pulicis* gegeben habe. Seine ovalen Sporen sind 2,5—5 μ lang und 1,5—2 μ breit. Die Länge des vollkommen ausgeschleuderten Polfadens beträgt 65–85 μ. (Bei meinem Vortrage vor der Berl. Mikrobiol. Gesellschaft am 13. Febr. 1912 habe ich einen viel kleineren Wert angegeben, weil mir damals Sporen mit nur teilweise ausgeschnellten Polfäden vorlagen.) Der Parasit befällt hauptsächlich die Epithelzellen des Ventriculus, die blasenförmigen Speicheldrüsen, die Malpighi'schen Gefäße und den Fettkörper. Bei weiblichen Flöhen befällt der Parasit mit Vorliebe auch die Eiröhren und dringt hier in die Eizellen ein, so daß eine germinative Infektion statthat. Trotz des massenhaften Auftretens im Mitteldarmepithel sind die Flöhe ziemlich unempfindlich gegen den Parasiten; sie können bei starker Infektion noch über einen Monat leben.

einmal auf einer mit Trypanosomen infizierten Ratte Blut gesogen hat. Auch sprechen gegen die Zugehörigkeit der Flagellaten zum Rattentrypanosoma seine morphologischen Merkmale. Der einzige noch mögliche Einwurf war der, daß unsere Hunde zum großen Teile an einer latenten Trypanosomiasis oder Leishmaniosis leiden könnten. Darum machte ich folgenden Versuch: Ich spritzte den gut zerzupften, in Bouillon aufgeschwemmten Darm eines stark infizierten Flohes am 15. XII. 11 einem jungen Hunde intraperitoneal ein. Am 4. II. 12 entnahm ich aus dem Herzen des chloroformierten Hundes mit steriler Spritze unter Zusatz von Citratbouillon Blut und beimpfte damit vier Kaninchenblutagarröhrchen. Auch brachte ich in mehrere Kulturröhrchen steril entnommene Stückchen von Milz und Knochenmark der Tibia. Doch habe ich weder in den Blut- und Organausstrichen Flagellaten gefunden, noch sind in einem der Kulturröhrchen Flagellaten gewachsen.

Bemerkungen zu den *Leishmania*-Untersuchungen von Sangiorgi und Basile.

Sangiorgi und Basile haben in Hundeflöhen von Hunden mit *Leishmania*-Infektion Flagellaten gefunden, die sie als Entwicklungsstadien der Kalaazarparasiten ansehen. Dafür, daß der Hundefloh die *Leishmania* von Hund zu Hund übertragen kann, hat Basile durch ein wohl einwandfreies Experiment den Beweis erbracht. Was aber die Flagellaten anbelangt, die er im Hundefloh und Menschenfloh gefunden hat, so ist deren Zugehörigkeit zur *Leishmania* nach den außerordentlich exakten Untersuchungen von A. Porter am Menschenfloh und nach meinen Ergebnissen am Hundefloh außerordenlich zweifelhaft. Morphologisch stimmen die von Basile abgebildeten Flagellaten aus dem Hundefloh vollkommen mit den von mir beim Hundefloh gefundenen überein. Es ist zu hoffen, daß bessere experimentelle und morphologische Untersuchungen bald sicherere Ergebnisse liefern.

Übersicht über die Vorsichtsmaßregeln,

die bisher bei Übertragungsversuchen angewandt wurden, um Verwechslungen von Trypanosomenstadien mit Insektenflagellaten zu vermeiden.

Um bei den Übertragungsversuchen sicher zu sein, daß die benutzten Insekten nicht schon früher einmal das Blut eines infizierten Tieres aufgenommen haben, legten bisher die meisten Forscher

(Kleine, Chagas, Minchin) großes Gewicht darauf, nur gezüchtete Insekten zu verwenden. In der Tat genügt diese Vorsichtsmaßregel, um eine Infektion mit Wirbeltiertrypanosomen mit Sicherheit auszuschließen. Sie versagt dagegen ganz, wenn es sich darum handelt, eine Verquickung von spezifischen Insektenflagellaten mit Trypanosomenstadien zu vermeiden. A. Porter hat exakt bewiesen, daß auch in Blutsaugern Insektenflagellaten vorkommen, die mit Trypanosomen nichts zu tun haben. Auch beim Hundefloh ist das nach meinen Untersuchungen der Fall. Da die Ruhestadien dieser Flagellaten nach A. Porter schon die Larven der Flöhe infizieren können, so entspricht die Versuchsanordnung von Minchin und Thomson, die in einem Rattenkäfige gezüchtete Flöhe benutzten nicht den Anforderungen.

Ich habe auf die Verwendung gezüchteter Flöhe verzichten können, da es mir meine Methode ermöglicht, jeden benutzten Floh bei Lebzeiten so genau zu untersuchen, daß ich eine Infektion mit Flagellaten mit Sicherheit feststellen kann.

Der Flohzirkus.

Bei der Suche nach einer Methode für meine Übertragungsversuche kam mir der Umstand zu Hilfe, daß es ein Insekt gibt, daß einer primitiven Dressur von gewissen Leuten unterworfen wird. Das ist der Menschenfloh, der im Flohzirkus auf Jahrmärkten und Festplätzen den Schaulustigen seine Künste vorführen muß. In der Tat brachte mich der Besuch eines Flohzirkus auf den Gedanken, jene „Dressurmethode“ für meine Übertragungsversuche zu benutzen. Der wesentliche Umstand, der es ermöglicht, den Floh ganz nach Art dressierter Tiere zu behandeln ist der: der Menschenfloh (— denn nur solche werden vom Bändiger wegen ihres „stattlichen, dunkelbraunen Kleides“ benutzt, während der „häßliche, gelbe“ Hundefloh nicht in Achtung steht —) wird an einen feinen 0,1 mm dicken Draht gefesselt, dessen beide Enden zu einem Drahte spiralig zusammengerollt sind, während die Knickungsöse zwischen dem ersten und zweiten Beinpaare um den Thorax des Flohes gelegt ist. Diese Fesselung ermöglicht alle die Kunststücke, die im Flohzirkus die Zuschauer ergötzen. Natürlich müssen die Bändiger mit dem Nahrungsbedürfnisse der Flöhe vertraut sein. Auf meine Erkundigungen hin erfuhr ich, daß die Flöhe einmal täglich auf dem Arme eines Menschen Blut saugen dürfen. Das aus den beiden Enden der Öse bestehende, zusammengerollte, ungefähr 3—5 cm lange, freie Drahtstück wird zweimal winkelig geknickt, so daß der Floh wie an

einem Gestelle befestigt in Ruhe saugen kann. Mir gelang es, einige gefesselte Flohzirkusflöhe zu erhalten. An diesen Flöhen, die ich mehrere Wochen lang Tag für Tag auf meinem Arme Blut saugen ließ, stellte ich Beobachtungen an, die für meine Versuche an Hundeflöhen von Wichtigkeit sind. Der Floh, der einen Tag lang gehungert hat, sticht im warmen Zimmer (+ 20° C) in der Regel sofort ein; er klammert sich mit dem vorderen Beinpaare in der Haut fest, benutzt das zweite Beinpaar zum Stützen, während er das dritte Beinpaar schräg nach hinten in die Luft streckt. Dabei bildet seine Rückenlinie mit der Hautfläche, auf der er einsticht, einen Winkel von 35—50°. Sobald der Einstich erfolgt ist, macht der Ventriculus lebhafte peristaltische Bewegungen, deren Wellen deutlich zu verfolgen sind, wenn man den saugenden Floh gegen eine starke Lichtquelle betrachtet. Die Wellen folgen in kurzen Abständen aufeinander und verlaufen meist von vorn nach hinten; doch kommen auch umgekehrt verlaufende Kontraktionswellen vor. 5—15 Minuten nach dem Einstiche beginnt in der Regel die Haut um die Einstichstelle anzuschwellen und es erscheint die bekannte Flohstichrötung. Während des Saugaktes gibt der Floh ebensoviel oder mehr Fäces ab als er während der folgenden 24 Stunden abzugeben pflegt. Beim täglich gefütterten Floh erscheinen die ersten Fäces oft schon 2 Min. nach dem Einstiche, manchmal aber erst nach Verlauf einer $^1/_2$ Stunde. Die ersten Kotklümpchen sind schwarz und fest und fallen unmittelbar hinter dem Floh auf die Haut nieder. Die folgenden Fäceströpfchen werden rötlich und sind von weicherer Konsistenz. Endlich erscheinen an der Analöffnung blutrote Tröpfchen, die sich bei mikroskopischer Prüfung als zum kleineren Anteil aus unregelmäßig geformten Bluttrümmern, zum größeren aber schon aus zusammengeklumpten und einzelnen unveränderten Erythrocyten mit Beimischung einzelner Leucocyten zusammengesetzt erweisen. Diese flüssigen Bluttröpfchen bleiben entweder in Kugelform auf der Analöffnung liegen, oder sie werden mit solcher Gewalt ausgespritzt, daß sie zerstäuben und erst 1—2 cm hinter dem Floh auf die Haut niederfallen. Oft erscheinen die ersten hellroten Bluttröpfchen schon 5 Min. nach dem Einstiche. Während eines Saugaktes von einer $^1/_2$ Stunde habe ich manchmal nur 5, meist jedoch 10—20 Defäkationen beim Menschenfloh gezählt. Läßt man den Menschenfloh täglich 30 Min. saugen, so fühlt er sich sehr wohl. Mäßige Kälte erträgt er leicht, doch soll er gegen Hitze empfindlich sein. Hungerperioden von 2—3tägiger Dauer erträgt er ohne Schaden. Bezüglich der Lebensdauer der Flohzirkusflöhe

zeigt sich, daß dem Floh die Fesselung gar nicht schadet. Ich habe einen gefesselten Floh, den der Besitzer für einen ganz alten erklärte, noch mehrere Wochen lang am Leben erhalten. Erst als ich ihn 5 Tage hungern ließ, verendete er.

Übertragung der Fesselungsmethode auf den Hundefloh.

Nachdem ich am Menschenfloh genug Beobachtungen gesammelt hatte, versuchte ich, die Flohzirkusmethode bei meinen Übertragungsversuchen bei den Hundeflöhen anzuwenden. Dabei verhehlte ich mir nicht, daß zwischen dem Hundefloh und dem Menschenfloh in biologischer Hinsicht ein großer Unterschied besteht. Während der Menschenfloh ein temporärer Parasit seines Wirtes ist, ist der Hundefloh viel enger an sein Wirtstier gebunden. Er verbringt auf ihm seine ganze Lebenszeit und verläßt es nicht einmal bei der Eiablage. Außerdem ist zu beachten, daß der Hundefloh im Gegensatze zum Menschenfloh meist an dicht behaarten Hautstellen sticht. Die erste Schwierigkeit, die ich zu überwinden hatte, war das Fesseln der Flöhe. Wie die Flohzirkusbesitzer dabei verfahren, ist mir bisher unbekannt geblieben, da ich auf meine Anfrage hin nur die Versicherung erhielt, daß ich das doch nicht fertigbringen würde. Zunächst ließ ich mir Silberdraht von 0,15 mm Dicke herstellen. Von diesem schnitt ich mir Stücke von 10 cm Länge. Diese bog ich in ihrer Mitte um eine mittelstarke Präpariernadel, und drehte dann zwischen Daumen und Zeigefinger der rechten Hand die Enden zu einem feinen Drahtseile zusammen, so daß also eine Öse mit ungefähr 5 cm langem Stiele entstand. Die Hundeflöhe suchte ich stets vom lebenden Hunde ab, um große, vollgesogene Exemplare zu erhalten. Die Männchen benutzte ich wegen ihrer geringen Größe nicht. Von den gefangenen Weibchen suchte ich mir die größten aus und warf sie auf ein mit Wasser gefülltes Becken, um ihr Fortspringen zu verhindern. Dann nahm ich einen Floh von der Wasserfläche zwischen Zeigefinger und Daumen der linken Hand und steckte seinen Kopf durch die Drahtöse, die ich in der rechten Hand hielt. Die Größe der Drahtöse muß, wenn das Festmachen gelingen soll, gerade so abgepaßt sein, daß es dem Floh eben gelingt, das erste Beinpaar durch die übergestülpte Öse durchzustecken. Ist das geschehen, so sucht sich der Floh durch lebhaftes Bewegen der Beine zu befreien. Ehe ihm das aber gelingt, finde ich bequem Zeit, den Stiel der Öse in die linke Hand zu nehmen und mit einer mit der rechten Hand gefaßten Pinzette einen sanften Druck auf

das Stielende der Öse auszuüben. Dadurch wird die Öse enger, und der Floh ist gefesselt und steht in meiner Gewalt, sofern der Druck mit der Pinzette nicht so stark war, daß der Floh an seinen Folgen stirbt. Die außerordentlich stark entwickelten Coxae des ersten Beinpaares hindern den Floh daran, nach hinten aus der Öse herauszukriechen. Um nun den Floh bequem auf die Bauchfläche der aufgespannten Ratte aufsetzen zu können, bog ich den Draht zu einem Gestelle, das den Floh in Saugstellung auf der Ratte festhält. Zu diesem Zwecke drehte ich den Ösenstiel beim Herstellen der Öse nur so weit zusammen, daß die beiden Drahtenden mindestens 1 cm weit freiblieben. Diese Enden spreizte ich nun auseinander.

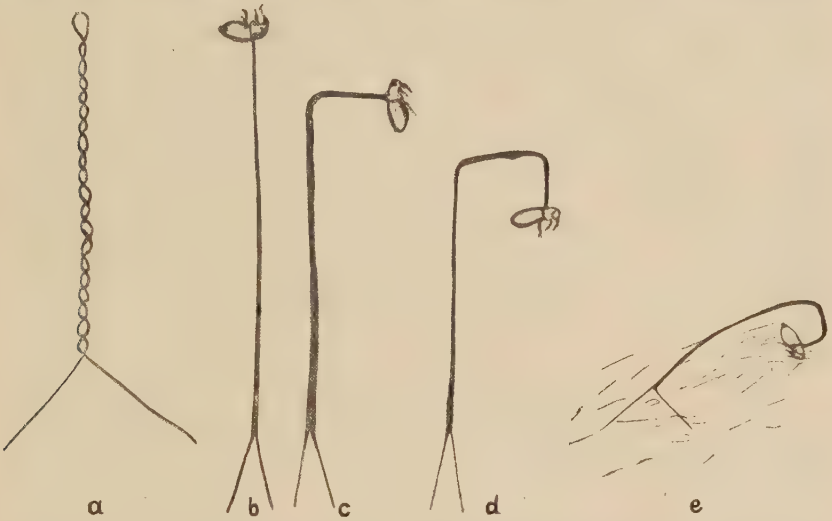


Fig. 3. Schema zur Erläuterung der Herstellung der Saugböckchen.
a Silberdrahtöse. b Öse mit Floh. c Öse nach der ersten Knickung. d Fast fertiges Saugböckchen. e Fertiges Saugböckchen schräg von der Seite gesehen.

Darauf bog ich den Ösenstiel kurz über der Öse einmal im rechtwinklig um und ein zweites Mal an einer ca. 0,8 cm von der ersten Knickung nach den Drahtenden zu gelegenen Stelle. Dann gab ich dem Stücke zwischen den Drahtenden und der zweiten Winkelung noch eine flache Wölbung. Auf diese Weise entstehen kleine Saugböckchen, die man nur auf die betreffende Stelle der aufgespannten Ratte aufzusetzen braucht, an der der Floh einstechen soll (Fig. 3).

Als ich die ersten Flöhe glücklich gefesselt hatte, versuchte ich sie auf einer in der bekannten Weise aufgespannten Ratte saugen zu lassen. Es war mir daran gelegen, die Haare nicht abzurasieren,

um jede Verletzung der Haut zu vermeiden. Höchstens schnitt ich die Haare etwas kürzer. Ich setzte die Saugböckchen so auf, daß die Flöhe den Haaren parallel auf die Haut kamen, wie sie ja normalerweise beim Saugen sitzen. Obgleich ich auch bei der Winkelung der Saugböckchen berücksichtigt hatte, daß der Hundefloh meist steiler sitzt als der Menschenfloh (50—80°), so zeigten die Flöhe große Unruhe beim Saugen, da die etwas dickere Schlinge die Beweglichkeit des ersten Beinpaares beim Hineinkriechen zwischen die Haare und beim Anklammern zu hemmen schien. Deshalb schien es mir geboten, die Flöhe weiter hinten zu fesseln als den Menschenfloh. Ich fesselte nun eine Anzahl Hundeflöhe so, daß ich durch die (etwas weitere) Öse den Floh nicht nur mit dem ersten Beinpaare, sondern auch noch mit dem zweiten hindurchkriechen ließ und dann durch Pinzettendruck die Öse verengerte. Die Probe auf der Ratte ergab, daß sich diese Flöhe sofort zwischen die Haare wühlten und einstachen, sobald ich die Saugböckchen aufgesetzt hatte. Die Fesselung erwies sich als sicher und fest, so daß es keinem Floh gelingt, sich aus der gut sitzenden Öse zu befreien, wofern diese nicht durch häufiges Verbiegen gelockert wird. Hiermit waren die technischen Schwierigkeiten überwunden und ich konnte die Nahrungsaufnahme des Flohes studieren.

Aufbewahrung und Nahrungsaufnahme der Hundeflöhe.

Alle meine Versuche habe ich so ausgeführt, daß ich die Flöhe im geheizten Laboratorium (+ 18 bis + 20° C) auf die in der gebräuchlichen Weise aufgespannten Ratten setzte und saugen ließ. Nach der Abnahme brachte ich die Flöhe in das Brutzimmer, dessen Temperatur durchschnittlich + 26° C betrug. (Es kamen Schwankungen zwischen + 24° C und + 30° C während der Versuche vor.) Zur Aufbewahrung der gefesselten Flöhe dienten mir hohe Petrischalen ohne Deckel. In sie brachte ich eine Schicht weißer, entfetteter Watte, setzte den Floh mit seinem Saugböckchen darauf und legte eine zweite Wattelage darüber. Die Watte ist im Flohzirkus als Aufbewahrungsmittel für die Flöhe gebräuchlich, weil sich in ihr der Floh am wohlsten fühlt, da er in ihr seinem Bedürfnis, sich an Haaren festzuklammern und sich zwischen die Haare hineinzuwühlen, am besten nachkommen kann. Für mich war die Verwendung weißer Watte von Vorteil, da ich die Fäcesabgabe nach dem Saugakte gut kontrollieren konnte, wenn ich die Watte während des Saugaktes regelmäßig erneuerte. Beim gleichzeitigen Experi-

mentieren mit mehreren Flöhen versah ich die Aufbewahrungsschälchen, in die stets nur ein Floh gesetzt wurde, mit der Nummer, die der betreffende Versuchsfloh im Protokollbuche führte.

Beim Saugenlassen zeigte sich, daß die Flöhe bei niedriger Temperatur der Umgebung (unter + 13° C) nur ungern oder überhaupt nicht einstachen. Dies ist nicht zu verwundern, da sich die Haut der Ratten, die fest aufgespannt auf den Gestellen liegen, stark abkühlt und da die Blutzirkulation stark gehemmt wird. Auch stechen andere blutsaugende Insekten mit Vorliebe bei hoher Temperatur. Sank die Temperatur im Laboratorium unter + 18° C, so ließ ich die Flöhe im Brutzimmer (+ 26° C) saugen. Bei + 18° C bis + 30° C erfolgte das Einstechen der Hundeflöhe, die ich Tag für Tag saugen ließ, sofort nach dem Aufsetzen auf die Ratte. Die Haare schnitt ich bei jungen Ratten gar nicht, bei größeren Ratten nur so weit ab, daß sie noch 2—3 mm lang blieben. Auf ganz kahlen Stellen scheint der Hundefloh nur ungern zu saugen. Durch ununterbrochene Beobachtung suchte ich festzustellen, wie lange der Floh Nahrung aufzunehmen pflegt. Dabei zeigte sich, daß die Flöhe mit Behagen mehrere Stunden lang auf derselben Stelle ununterbrochen sogen. Einmal beobachtete ich, daß ein Hundefloh 2 Stunden nach dem Aufsetzen unruhig wurde und den Saugakt abbrach. Meist jedoch dauert der Saugakt der Hundeflöhe länger. Ich habe mehrfach beobachtet, daß sie über 4 Stunden sogen. Auf Grund dieser Beobachtungen ließ ich bei meinen Versuchen die Flöhe meist $2^1/_2 - 3^1/_2$ Stunden auf den Ratten saugen. Nur wenn ich wenig Zeit hatte, nahm ich sie nach kürzerer Zeit von der Ratte ab.

Ebenso wie die Dauer des Saugaktes weicht meist auch die Zeit der Defäkation beim Hundefloh beträchtlich vom Menschenfloh ab. Der Hundefloh als stationärer Parasit saugt viel länger und gibt seine Fäces viel später ab als der Menschenfloh. In seltenen Fällen habe ich bei einigen Hundeflöhen beobachtet, daß die ersten festen, schwarzen schon 10 Minuten nach dem Einstiche abgegeben wurden, die ersten roten, flüssigen Fäces nach weiteren 15 Minuten. Meist jedoch beginnt die Defäkation erst nach Verlauf einer halben Stunde, oft erst nach zweistündigem Saugen. Den ersten schwarzen Fäcesklümpchen folgen dann meist in kurzen Abständen erst einige dunkelrote, dann hellrote flüssige Tröpfchen. In der Regel gibt der Hundefloh während eines Saugaktes 7—15 mal Fäces ab. Die ersten schwarzen Fäces fallen beim Entleeren meist sofort ab, während die späteren flüssigen Tröpfchen meist einige Minuten auf der Anal-

öffnung haften, ein Umstand, der für meine Versuche von Wichtigkeit ist. Gewaltsames Ausstoßen und Zerstäuben der Fäceströpfchen kommt viel seltener vor als beim Menschenfloh. Freilich lassen sich über die Defäkation keine sicheren Regeln aufstellen, da sich die Hundeflöhe bei ganz gleicher Behandlung individuell sehr verschieden verhalten. So gibt es Flöhe, die während des ganzen Saugaktes nur 2—4 winzige, feste Fäcesklümpchen absetzen. Solche Exemplare sind für die Kotuntersuchung ungünstig und unbrauchbar. Deshalb tut man gut, sie bald auszuschalten.

Krause gez.

Fig. 4. Gefesselter Floh beim Saugen. Vergrößert.

Um mit Sicherheit festzustellen, ob die zusammengeballten und einzelnen Erythrocyten, die sich in den roten, flüssigen Fäces finden, von dem betreffenden Saugakte oder von dem vorhergehenden herstammen, setzte ich einen Floh, der noch nicht auf infizierten Ratten gesogen hatte, auf eine stark mit *Trypanosoma lewisi* infizierte Ratte. In dem ersten roten Fäceströpfchen, das der Floh nach halbstündigem Saugakt abgab, fanden sich neben den Erythrocyten viele lebhaft bewegliche Rattentrypanosomen.

Meine Übertragungsversuche.

Um mir zunächst Klarheit zu verschaffen, ob der Hundefloh imstande ist, das Rattentrypanosoma zu übertragen, stellte ich einen Vorversuch an. Die gefesselten Hundeflöhe 1, 2 und 2a setzte ich

am 6. XII. 11 auf eine stark mit Rattentrypanosomen infizierte Ratte. Floh 1 ließ ich 55 Minuten, Floh 2 und 2a 2 Stunden 8 Minuten saugen. Floh 2a zerlegte ich unmittelbar nach der Abnahme von der Ratte. Ein beim Abnehmen abgegebenes Fäceströpfchen enthielt bereits Trypanosomen. Im herauspräparierten Darme wimmelten alle Abschnitte von Trypanosomen. Am 7. XII. 11 setzte ich die Flöhe 1 und 2 nochmals auf die stark infizierte Ratte, zusammen mit den frisch gefesselten Flöhen 3, 4, 5 und 6, und ließ alle sechs Flöhe 2 Stunden 30 Minuten saugen. Am 8. XII. 11 ließ ich Floh 3, 4, 5 und 6 nochmals auf der infizierten Ratte saugen, während ich Floh 1 und 2 schon auf eine junge, nicht infizierte weiße Ratte setzte. Am 9. XII. 11 war Floh 6 gestorben und so eingetrocknet, daß seine Präparation unmöglich war. Floh 1 und 2 saugten nun jeden Tag auf einer frischen nicht infizierten Ratte, Floh 3, 4 und 5 auf einer anderen. Die Dauer des Saugaktes betrug durchschnittlich 2—3 Stunden. Am 11. XII. 11 tötete und präparierte ich Floh 3 nach dem Saugakte. Schon mit schwacher Vergrößerung (75×) zeigte sich, daß die Wände des Dünndarmes mit einem lückenlosen Rasen von Flagellaten bedeckt waren. Im Ventriculus fand ich keine Flagellaten. Von dem abgetrennten Enddarme stellte ich mir ein Trockenpräparat her, das ich nach Giemsa färbte. Die Flagellaten, die ich darin fand und die ich mit schwacher Vergrößerung bei ihrer ganz mit der Hundefloh-*Leptomonas* übereinstimmenden Lage nicht von dieser hatte unterscheiden können, erwiesen sich bei starker Vergrößerung als ganz von der *Leptomonas* verschieden. Fast alle zeigten ausgesprochene Trypanosomenform, die aber von der Gestalt des Rattentrypanosomas im Blute stark abwich. Sie waren viel dicker geworden. Das Hinterende war abgerundet. Der Blepharoplast lag oft ganz in der Nähe des Hinterendes, häufig auch nahe am Kerne. Die undulierende Membran zeigte eine starke Entwicklung. Neben diesen plumperen Formen fanden sich noch ganz schmale, dünne Trypanosomen, wie sie von manchen Autoren als „männliche“ Trypanosomen beschrieben werden. — Am 16. XII. 11 brach ich den Versuch ab, nachdem ich Floh 1, 2, 4 und 5 auf der nicht infizierten Ratte 33 3 Stunden 10 Minuten hatte saugen lassen. Die Flöhe präparierte ich 2—4 Stunden nach der Abnahme von der Ratte. Bei allen vier Flöhen zeigte sich bei der Untersuchung mit schwacher Vergrößerung (75×) dasselbe Bild. Von der Einmündung der Malpighischen Gefäße ab bis in das Rectum waren die Enddarmwände mit einem dichten, lückenlosen Flagellatenpolster ausgekleidet. Im Ventriculus ließen sich keine Flagellaten nachweisen.

Von jedem Flohdarme fertigte ich zwei Präparate an, eins vom Ventriculus und eins vom Enddarme. Die Flagellaten des Enddarmes erwiesen sich bei Floh 2, 4 und 5 als die typischen „kleinen" Trypanosomen, wie sie Swellengrebel und Strickland beschrieben haben. Nur bei Floh 1 fand ich *Leptomonas* spec. Leider zerbrach das Präparat während des Differenzierens, so daß es mir nicht möglich war, festzustellen, ob bei diesem Floh außerdem kleine Trypanosomen vorhanden waren. Von allen Ratten, auf denen die Flöhe gesogen hatten, zeigte nur Ratte 33 am 23. XII. 11 Trypanosomen im Blute. Am 21. XII. 11 war ihr Blut noch parasitenfrei gewesen.

Der Vorversuch hatte gezeigt, daß der Hundefloh imstande ist, die Rattentrypanosomen zu übertragen, nachdem er vor mehr als einer Woche zum letzten Male auf einer infizierten Ratte Blut aufgenommen hat. Indessen war der Versuch insofern nicht günstig, indem ich nicht feststellen konnte, welcher von den Flöhen die Ratte infiziert hatte. Auch hatte ich die Ratten vorher nicht von ihrem Ungeziefer befreit. Ebenso blieb auch die Frage ungeklärt, ob die Flöhe durch den Stechakt oder auf eine andere Weise die Ratte infiziert hatten.

Sofort nach Abschluß des Vorversuches stellte ich drei Parallelversuche mit allen notwendigen Vorsichtsmaßregeln an. Ich benutzte, um eine Spontaninfektion auszuschließen, nur junge, halbwüchsige weiße und gescheckte Ratten. Diese ließ ich mir jedesmal in Vorräten von je 10—20 Exemplaren bringen. Ehe ich sie benutzte, wurden sie einer gründlichen Waschung mit Sabadillessig unterzogen. Der Sabadillessig tötet die Läuse und Flöhe sicher ab Es ist mir bisher nie gelungen, auf einer mit Sabadillessig gewaschenen Ratte Flöhe nachzuweisen. Dagegen scheint er auf die Eier der Läuse nicht absolut tödlich zu wirken. In einem Falle fand ich nämlich auf einer gewaschenen Ratte später einige Läuse. Die Methode Minchin's, die Ratte vor Beginn des Versuches zu chloroformieren, habe ich nicht angewandt, weil sie die Lauseier gar nicht schädigt und weil sie selbst für Flöhe unsicher bleibt. Ich habe mehrfach an Hamstern beobachtet, daß beim zweiten Chloroformieren weitere Flöhe abfielen, nachdem beim ersten Male kurz vorher die Mehrzahl abgefallen war. Außerdem erholen sich chloroformierte Flöhe verhältnismäßig leicht. Die gewaschenen Ratten wurden in ein großes Vorratsglas gesetzt, das vorher sorgfältig mit heißem Wasser gereinigt und mit frischen Sägespänen versehen worden war. Von jedem Vorrate ließ ich einige Ratten übrig, die

als Kontrollratten dienen mußten. Vor dem Aufspannen wurde das Blut jeder Ratte sorgfältig auf Trypanosomen untersucht.

Zwei am 23. XII. 11 gefesselte Hundeflöhe, Floh 12 und 18 ließ ich am 24. XII. 11 1 Stunde 35 Minuten lang auf einer mit Rattentrypanosomen stark infizierten Ratte saugen. An jedem folgenden Tage erhielt jeder Floh eine frische Ratte, auf der er 2—4 Stunden saugen durfte. So wurde der Versuch vom 25. XII. 11 bis zum 13. I. 12 durchgeführt. Obgleich die Flöhe so vierzig Ratten gestochen hatten, wurde keine infiziert. Den Versuch mit Floh 18 brach ich am 16. I. 12 ab, den Floh 12 dagegen behielt ich zu einer neuen Versuchsserie, auf die ich zurückkommen werde. Erst bei der dritten Parallelserie hatte ich ein positives Ergebnis. Der Floh 11 hatte am 23. XII. 11 an einer Naganaratte gesogen. An den folgenden Tagen setzte ich ihn auf nichtinfizierte Ratten, bei denen er keine Infektion verursachte. Am 28. XII. 11 ließ ich ihn auf einer mit *Trypanosoma lewisi* stark infizierten Ratte 3 Stunden 5 Minuten saugen. An den 3 folgenden Tagen sog er auf einer Ratte, ohne sie zu infizieren. Am 1. I. 12 und 2. I. 12 sog er auf der Ratte 36, die er infizierte. Von den weiteren Ratten, auf die ich ihn vom 3. I. bis 13. I. 12 aufsetzte, infizierte er nur die Ratte 76, auf der er am 10. I. 12 2 Stunden 10 Minuten gesogen hatte.

Dieses spärliche Ergebnis machte mich stutzig und ich begann daran zu zweifeln, daß der Saugakt den normalen Infektionsmodus darstellt. Gegen die Annahme einer Regurgitation von seiten Minchin's und Thomson's sprachen folgende Tatsachen, die ich inzwischen an vielen anderen Versuchsflöhen festgestellt hatte. Bei allen Flöhen, die ich mehrere Tage nach dem infizierenden Saugakte getötet hatte, nachdem sie in der Zwischenzeit nur Blut von nicht infizierten Ratten aufgenommen hatten, fand ich die Trypanosomen nur im Enddarme. Eine Regurgitation erschien also von vornherein sehr unwahrscheinlich. Schon Swellengrebel und Strickland haben mit Nachdruck auf diesen Punkt hingewiesen. Minchin und Thomson ist es freilich geglückt, in mehreren Fällen bei infektiösen Flöhen Flagellaten im Ventriculus nachzuweisen. Trotzdem ist damit keine Regurgitation wahrscheinlich gemacht. Die beiden Forscher haben nie eine Infektion durch die dem infizierenden Saugakte folgende Nahrungsaufnahme beobachtet; sie haben im Gegenteil hervorgehoben, daß eine nicht infektiöse Periode besteht. Auch von allen meinen Versuchsflöhen hat keiner durch den 24 Stunden nach der infizierenden Nahrungsaufnahme stattfindenden Saugakt eine Ratte infiziert. Nun wimmelt aber nach Minchin und Thomson bei

den meisten Flöhen 12—36 Stunden nach dem infizierenden Saugakte der Ventriculus von intracellulären und freien Trypanosomen. Dasselbe ist bei einem Teile meiner Hundeflöhe nach 24 Stunden der Fall. Darum müßte gerade dieser Zeitpunkt für eine Regurgitation ganz besonders günstig sein. Da ich an jenem Zeitpunkte ebensowenig wie Minchin und Thomson eine Infektion beobachtet habe, ist die Regurgitationshypothese stark anzuzweifeln. Auf die Beweisgründe, die Minchin und Thomson für die Richtigkeit ihrer Annahme beibringen wollen, bin ich gespannt. Swellengrebel und Strickland haben durch sorgfältige Versuche gezeigt, daß eine Infektion durch den Stechakt nicht erfolgt. Dagegen erfolgte sie, wenn die Flöhe frei auf die Ratte gesetzt wurden.

Von Bedeutung erschien mir ferner der Umstand, daß nach den veröffentlichten Protokollen von Minchin und Thomson deren Flöhe einen größeren Prozentsatz der Ratten infizierten, während meine gefesselten Flöhe in den beiden Serien, in denen Infektionen erfolgten, von den 27 gestochenen Ratten nur 3 infizierten. Den Grund dafür mußte ich mit darin suchen, daß die Ratten während der Nahrungsaufnahme des Flohes festgespannt sind.

Da nach alledem der Stich des Flohes als Infektionsmöglichkeit fast ausgeschaltet war, suchte ich nach weiteren Infektionswegen. Da ich meine Hundeflöhe während des Saugaktes unausgesetzt beobachtet hatte, waren mir die Defäkationen nicht entgangen. Doch hatte ich ihnen anfangs wenig Beachtung geschenkt. Nach Ausschaltung des Stechaktes mußten sie jetzt nach den obigen Überlegungen allein in Frage kommen. Da ich in Floh 11 einen Versuchsfloh besaß, der sich als infektiös erwiesen hatte, verstärkte ich seine Infektion dadurch, daß ich ihn am 14. I. und am 15. I. 12 auf einer infizierten Ratte saugen ließ. Ebenso ließ ich den Floh 12 vom 14. bis zum 17. I. 12 täglich auf einer infizierten Ratte saugen, um ihn mit Sicherheit zu infizieren. Dann traf ich die folgende Versuchsanordnung: Die Versuchsflöhe setzte ich entweder zusammen auf eine, oder getrennt auf verschiedene nichtinfizierte Ratten. Neben jeder dieser Ratten spannte ich eine weitere nichtinfizierte Vorratsratte auf. Darauf übertrug ich die Kottröpfchen, die die Flöhe während des Saugaktes abgaben, auf die Zunge der daneben aufgespannten Ratte, weil ich schloß, daß die Infektion durch eine Schleimhaut der normale Weg sein müsse, weil in den vielen Versuchen, bei denen ich bisher den Kot auf der Ratte belassen hatte, keine Infektion eingetreten war, eine Beobachtung, die der perkutanen Infektion durch Fäces widerspricht oder sie doch nur als

seltene Ausnahme zuläßt. Außerdem macht der Umstand eine perkutane Infektion recht unwahrscheinlich, daß die Fäceströpfchen in den Haaren der Ratte hängen bleiben und meist vertrocknen, ehe sie auf die Haut gelangen. Für die Möglichkeit der Infektion durch Ablecken der Fäces sprachen sowohl die Tatsache, daß sich die weißen Ratten beständig lecken, wie auch die Beobachtung, daß Ratten mit Ungeziefer infolge des Juckreizes, den der Stich verursacht, nach der Stichstelle beißen, um den Floh bzw. die Laus zu erhaschen, und daß Tiere mit Vorliebe schmerzhafte Stellen belecken, um den Schmerz zu mildern. Die Übertragung der Fäces nahm ich zunächst mit einem feinen Messerchen vor, an dessen Klinge nach Eintauchen in physiologische Kochsalzlösung ein Tröpfchen derselben haften blieb. Um das Aufstreichen vertrockneter Fäces zu vermeiden, verwandte ich nur Fäceströpfchen, die soeben aus dem Anus des Flohes hervorgequollen waren und in Form eines runden Tröpfchens hängen blieben. Beim Berühren mit dem Messerchen blieb der Fäcestropfen sofort an der in die physiologische Kochsalzlösung getauchten Klinge kleben. Mit dem Messerrücken wurde er sorgfältig auf die Zungenunterseite der Ratte gestrichen, wobei ich ängstlich darauf bedacht war, jede Verletzung der Schleimhaut zu vermeiden. Später benutzte ich einen kleinen Glasspatel, dessen Kanten sorgfältig rundgeschmolzen worden waren, so daß jede Verletzung unmöglich wurde. Freilich ist es eine Geduld fordernde Beschäftigung, Tag für Tag die Flöhe 2—4 Stunden unausgesetzt zu beobachten, um die Fäceströpfchen sofort auf die daneben aufgespannte Ratte übertragen zu können, doch wurde ich für die Zeit, die ich darauf verwandte, durch den Ausfall des Experimentes glänzend belohnt. Um außerdem zu entscheiden, welche Formen der Trypanosomen an den einzelnen Versuchstagen in den Fäces erschienen, machte ich täglich von einigen während des Saugaktes abgegebenen Fäceströpfchen einen Ausstrich mit einem winzigen Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung, fixierte nach dem Trocknen in Alkohol und färbte nach Romanowsky. Übrigens gelingt der Nachweis der Trypanosomen sogar in Ausstrichen, die von den trockenen, über Nacht auf die Watte abgegebenen Fäceströpfchen der Versuchsflöhe hergestellt werden. Die Experimente fielen so aus, daß von den Ratten, auf die ich die Flöhe gesetzt hatte, nur die beiden ersten angingen, von denen ich die während des Saugaktes abgefallenen, nicht benutzten Fäceströpfchen nicht entfernt hatte. Nachdem ich die Flohfäces von den gestochenen Ratten sorgfältig mit dem Fingernagel entfernte oder abließ, ging keine

mehr an. Von einer Desinfektion der Stichstelle mußte ich Abstand nehmen, weil dadurch die eventuell durch Regurgitation in die Stichwunde gebrachten Trypanosomen abgetötet worden wären.

Von vierzehn Ratten dagegen, denen ich Fäces auf die Zungenschleimhaut gestrichen hatte, zeigten zehn am fünften, sechsten oder siebenten Tage darauf die ersten Trypanosomen im Blute. Diese mit allen Vorsichtsmaßregeln ausgeführten Übertragungsversuche lassen keinen Zweifel darüber, daß der normale Infektionsmodus durch Flöhe der ist: Die Ratten erwerben die Infektion durch das Ablecken der trypanosomenhaltigen Fäces infizierter Flöhe. Als ein wahrscheinlicher weiterer Infektionsweg dürfte das Verspritzen von Fäces auf feuchte Hautstellen oder Schleimhäute (z. B. in das Auge) anzureihen sein. Außerdem ist die Möglichkeit vorhanden, daß die trypanosomenhaltigen Fäces in die Stichwunde gelangen, wenn die Ratte die Stichstelle ableckt.

Morphologie und Situs der Trypanosomen im Hundefloh.

Bei meinen Versuchen ließ ich die Flöhe, die ich infizieren wollte, stets auf Ratten saugen, die in ihrem Blute große Mengen von Trypanosomen zeigten. Minchin und Thomson betonen, daß es nur bei wenigen Flöhen gelingt, eine Infektion zu erzielen. Desgleichen haben von den Glossinen, die Kleine auf infizierten Tieren saugen ließ, nur wenige eine dauernde Infektion mit *Trypanosoma brucei* erworben. Als Ursache für diesen geringen Erfolg wurde meist angenommen, daß die Überträger nur infektiös würden, wenn die Trypanosomen einen Sexualakt durchgemacht hätten. Was den Rattenfloh anbetrifft, so vermuten Minchin und Thomson, daß nur die Flöhe infektiös werden, in deren Magenepithel die von ihnen entdeckte intracelluläre Vermehrungsweise stattgefunden hat. Ich verwandte große Sorgfalt darauf, die Fragen zu klären.

Zunächst galt es, festzustellen, ob die intracellulären Stadien auch in anderen Flöhen vorkommen. Von einigen, von einer stark infizierten Ratte abgesammelten Exemplaren der *Ctenopsylla musculi* Dugès zeigte eins eine große Anzahl intracellulärer Trypanosomenkugeln. Um die intracellulären Stadien auch beim Hundefloh aufzusuchen, ließ ich mehrere gefesselte Hundeflöhe 2 Stunden auf stark infizierten Ratten saugen. Schon 40 Min. nach Beginn des Saugaktes erschienen in den roten flüssigen Fäces eines dieser Flöhe

Trypanosomen. Nach Beendigung des Saugaktes brachte ich die Flöhe in das Brutzimmer (+ 26° C). 24 Stunden später zerlegte ich die Flöhe. Da zeigte sich, daß der Ventriculus bei einem Floh schon ganz von Trypanosomen gereinigt war. Daß der Floh aber trotzdem eine Infektion erworben hatte, bewies eine genaue Betrachtung des Dünndarmes. Unmittelbar hinter dem Pylorus und an der Wand des vorderen Ileums hatten sich zahlreiche Trypanosomen festgesetzt, die teils einzeln, teils in Rosetten saßen. Beim zweiten Floh war der Ventriculus mit Schwärmen von Trypanosomen erfüllt, ohne daß ich jedoch intracelluläre Stadien fand. Der dritte Floh zeigte neben Schwärmen freier Trypanosomen intracelluläre Teilungsstadien, ebenso der vierte. Bei vier weiteren gefesselten Flöhen, die ich 24 Stunden nach dem infizierenden Saugakte an einer nicht infizierten Ratte 80 Min. hatte saugen lassen, fand ich nur im Ventriculus eines einzigen noch ein intracelluläres Stadium. Bei den anderen waren die Trypanosomen bereits aus dem Magen verschwunden. Den nächsten Versuch stellte ich mit fünf gefesselten Hundeflohweibchen so an, daß ich sie (24 Stunden nach dem Abfangen von einem Hunde) 3 Stunden lang auf einer stark infizierten Ratte saugen ließ und 19—20 Stunden nach Beendigung des Saugaktes zerlegte, ohne sie vorher wieder stechen zu lassen. Aus dem Ventriculus des ersten Flohes waren die Trypanosomen schon gänzlich verschwunden. Sie hatten sich bereits an der Pylorusklappe und unmittelbar hinter ihr an der Dünndarmwand angeheftet und bildeten hier einen zottigen Behang. Auch in dem hinteren Teile des Dünndarmes und im Rectum fanden sich schon zahlreiche festgeheftete Exemplare. Beim zweiten und dritten Floh wimmelte der ganze Ventriculus von freien und intracellulären Stadien. Beim vierten und fünften Floh fand ich nur freie Trypanosomen, konnte jedoch die Präparate nicht genau untersuchen, da sich zuviel störende Bluttrümmer im Präparate befanden. Den dritten Versuch stellte ich mit sieben von Kaninchen abgefangenen und dann gefesselten Hundeflohweibchen an, die ich 24 Stunden nach der Abnahme vom Kaninchen 2 Stunden 45 Minuten auf einer stark infizierten Ratte saugen ließ. Diese brachte ich nach dem Saugakte in das Brutzimmer (+ 24° C) und zerlegte sie in Zwischenräumen, um die Veränderungen der Trypanosomen in den ersten 12 Stunden nach Beginn des Saugaktes zu verfolgen. Den ersten Floh zerlegte ich 2 Stunden 55 Minuten nach Beginn (also 10 Minuten nach Beendigung) des Saugaktes. Trotz sorgfältiger Untersuchung des zerzupften Ventriculus konnte ich nur Schwärme freier Trypanosomen auffinden.

Versuchstier (die infizierten Tiere in Sperrdruck)	Datum des Versuches und der Isolierung	Art des Experiments	Ergebnis	Datum der letzten Blut-untersuchung
Naganaratte	23. XII. 11	Floh 11. Saugakt		
Lewisiratte	24. XII. 11	Floh 12. Saugakt		
Ratte 35	24. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 36	25. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 37	25. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 39	26. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 40	26. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 39	27. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 41	27. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Lewisiratte	28. XII. 11	Floh 11. Saugakt		
Ratte 42	28. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 39	29. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 43	29. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 39	30. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24 I. 12
Ratte 44	30. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 39	31. XII. 11	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 45	31. XII. 11	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 36	1. I. 12	Floh 11. Saugakt	Trypanosomen (Datum vergessen)	
Ratte 36	2. I. 12	Floh 11. Saugakt		
Ratte 47	1. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Kontrollratte 49	2. I. 12	—	—	24. I. 12
Kontrollratte 50	2. I. 12	—	—	24. I. 12
Ratte 51	2. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 55	3. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 53	3. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 56	4. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 57	4. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 59	5. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 60	5. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 62	6. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Kontrollratte 63	6. I. 12	—	—	24. I. 12

Kontrollratte 64	6. I. 12	—	—	24. I. 12
Ratte 65	6. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 67	7. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 68	7. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 70	8. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 71	8. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 73	9. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 74	9. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	24. I. 12
Ratte 76	10. I. 12	Floh 11. Saugakt	Trypanosomen am 18. I. 12	
Ratte 77	10. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	30. I. 12
Kontrollratte 78	10. I. 12	—	—	30. I. 12
Kontrollratte 79	10. I. 12	—	—	30. I. 12
Ratte 80	11. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	30. I. 12
Ratte 81	11. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	30. I. 12
Ratte 82	12. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	30. I. 12
Ratte 83	12. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	30. I. 12
Ratte 84	13. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	30. I. 12
Ratte 85	13. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	30. I. 12
Lewisiratte	14. I. 12	Floh 11 und Floh 12. Saugakt		
Lewisiratte	15. I. 12	Floh 11 und Floh 12. Saugakt		
Ratte 86	16. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	30. I. 12
Lewisiratte	16. I. 12	Floh 12. Saugakt		
Ratte 87	17. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	30. I. 12
Lewisiratte	17. I. 12	Floh 12. Saugakt		
Ratte 88	18. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Kontrollratte 89	18. I. 12	—	—	10. II. 12
Ratte 90	18. I. 12	Fäces von Floh 11	—	10. II. 12
Ratte 88	18. I. 12	Floh 12. Saugakt		
Ratte 91	19. I. 12	Floh 12. Saugakt. (Fäces nicht entfernt)	Trypanosomen am 26. I. 12	
Ratte 92	19. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 93	19. I. 12	Fäces von Floh 11	Trypanosomen am 25. I. 12	
Ratte 94	20. I. 12	Floh 11. Saugakt. (Fäces nicht entfernt)	Trypanosomen am 26. I. 12	
Ratte 95	20. I. 12	Fäces von Floh 11	Trypanosomen am 26. I. 12	
Ratte 96	20. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 97	20. I. 12	Fäces von Floh 12	—	10. II. 12
Ratte 98	21. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 99	21. I. 12	Fäces von Floh 11	Trypanosomen am 26. I. 12	
Ratte 100	21. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 101	21. I. 12	Fäces von Floh 12	Trypanosomen am 26. I. 12	
Kontrollratte 102	21. I. 12	—	—	10. II. 12
Kontrollratte 103	21. I. 12	—	—	10. II. 12

Protokolle:

Versuchstier (die infizierten Tiere in Sperrdruck)	Datum des Versuches und der Isolierung	Art des Experiments	Ergebnis	Datum der letzten Blut-untersuchung
Kontrollratte 104	21. I. 12	—	—	10. II. 12
Ratte 105	22. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 106	22. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 107	23. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 109	23. I. 12	Fäces von Floh 11 und Floh 12	Trypanosomen am 29. I. 12	
Ratte 108	23. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 110	24. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 111	24. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 112	24. I. 12	Fäces von Floh 11 und Floh 12	Trypanosomen am 29. I. 12	
Kontrollratte 113	24. I. 12	—	—	10. II. 12
Ratte 114	25. I. 12	Floh 11. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 115	25. I. 12	Floh 12. Saugakt	—	10. II. 12
Ratte 116	25. I. 12	Fäces von Floh 11 und Floh 12	Trypanosomen am 1. II. 12	
Ratte 117	26. I. 12	Floh 11. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 119	26. I. 12	Fäces von Floh 11 (mit Glasspatel)	Trypanosomen am 2. II. 12	
Ratte 118	26. I. 12	Floh 12. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 120	27. I. 12	Floh 11. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 121	27. I. 12	Floh 12. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 122	28. I. 12	Floh 11. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 123	28. I. 12	Fäces von Floh 11	—	10. II. 12
Ratte 124	28. I. 12	Fäces von Floh 11	Trypanosomen am 3. II. 12	
Ratte 125	29. I. 12	Floh 11. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 126	30. I. 12	Floh 11. Saugakt. Fäces entfernt	—	10. II. 12
Ratte 127	30. I. 12	Fäces von Floh 11	—	10. II. 12
Ratte 128	30. I. 12	Fäces von Floh 11	Trypanosomen am 5. II. 12	
Kontrollratte 129	30. I. 12	—	—	10. II. 12
Kontrollratte 130	30. I. 12	—	—	10. II. 12
Kontrollratte 131	30. I. 12	—	—	10. II. 12
Kontrollratte 132	30. I. 12	—	—	10. II. 12
Kontrollratte 133	30. I. 12	—	—	10. II. 12

Den zweiten Floh zerlegte ich 4 Stunden 50 Minuten nach Beginn des Saugaktes und beobachtete das vom Ventriculus hergestellte Zupfpräparat 40 Minuten lang. Ich fand nur freie Trypanosomen, unter denen mir eine Teilungsform auffiel. Den dritten Floh zerlegte ich 5 Stunden 36 Minuten nach Beginn des Saugaktes und beobachte das interessante Zupfpräparat, dem ich beim Zurückweichen der physiologischen Kochsalzlösung stets ein Tröpfchen destillierten Wassers zusetzte, 2 Stunden 29 Minuten. 5 Stunden 50 Minuten nach Beginn des Saugaktes sah ich die erste Form mit birnförmig verdicktem Hinterende. Zugleich fielen mir zahlreiche Trypanosomen auf, die mit dem spitzen Hinterende an den Epithelzellen festsaßen und mit dem geißeltragenden Vorderende heftig schlugen, eine Erscheinung, auf die Minchin und Thomson hinweisen. Sie vermuten, daß diese Anheftung dem Eindringen in die Zelle, das sie nicht beobachtet haben, vorausgeht. In der Tat konnte ich die Richtigkeit dieser Vermutung bestätigen. 5 Stunden 55 Minuten nach Beginn des Saugaktes sah ich ein Trypanosoma, dessen spitzes Hinterende soeben in eine Epithelzelle eingedrungen war. Das geißeltragende Vorderende schlug fortwährend heftig, wobei das Trypanosoma immer weiter in die Zelle eindrang. Nachdem ich dieses Schauspiel ungefähr 5 Minuten beobachtet hatte, schoß das Trypanosoma, das bisher langsam bis zur Mitte seines Leibes in die Zelle eingedrungen war, plötzlich in die Zelle hinein und wirbelte durch seine lebhafte Bewegung den körnigen Zellinhalt auf. Da jedoch die Zelle an der entgegengesetzten Seite abgerissen war, schoß das Trypanosoma bald durch die Rißstelle aus der Zelle hinaus. Sogleich darauf (6 Stunden nach Beginn des Saugaktes) fand ich ein in eine Zellvakuole eingedrungenes normales Trypanosoma, an dem ich die intracelluläre Aufknäuelung und Teilung von Anfang bis zum Ende verfolgen konnte. Das Trypanosoma bewegte sich außerordentlich lebhaft in der Zelle, wobei ich sah, wie sich das Hinterende verdickte und im Verlaufe von 30 Minuten aufknäuelte. Es entstand ein ovaler Knäuel, aus dem die lebhaft schlagende Geißel hervorragte und den Knäuel in Bewegung setzte. Im Verlaufe der nächsten 5 Minuten wurde die Geißel in den Knäuel eingezogen, auf dem schon eine Sonderung in zwei Streifen bemerkbar wurde. Auch schien eine zweite Geißel zu entstehen. Der ovale Knäuel bewegte sich lebhaft, wobei auf der Oberfläche stets eine Streifung sichtbar blieb. Eine kugelartig den Knäuel umgebende Hülle wurde nicht gebildet. In diesem Zustande beobachtete ich den Knäuel über 1 Stunde, bis er plötzlich (7 Stunden

38 Minuten nach Beginn des Saugaktes) platzte und zwei Trypanosomen in Freiheit setzte, von denen eins die Wand der Zellvakuole durchbohrte und hinausschoß, während das zweite in der Vakuole blieb und dieselben Bewegungen begann wie das Muttertier. Kurz darauf sah ich mehrere in freiliegende Epithelzellen eingedrungene, die meist unter Vorgang des stark schlagenden Vorderendes an der Zellwand entlang in der Zelle herumkreisten. Auffällig ist, daß die in die Zelle eingedrungenen Trypanosomen sich vorwiegend mit nach vorn gerichteter Geißel bewegen, während das Eindringen mit dem Hinterende erfolgte. 7 Stunden 45 Minuten nach Beginn des Saugaktes beobachtete ich die Abknäuelung eines freiliegenden Trypanosomas, ohne daß eine Hülle gebildet wurde. Nach 10 Minuten ließ sich eine zweite Geißel nachweisen. Doch starb der Knäuel vor Vollendung der Teilung ab.

Den vierten Floh zerlegte ich 8 Stunden 48 Minuten nach Beginn des Saugaktes und beobachtete das Präparat 22 Minuten. In den Epithelzellen des Ventriculus sah ich während dieser Zeit eine Anzahl einzelner Trypanosomen. Zugleich sah ich vier voll ausgewachsene, fertige, aus den Zellen herausgepreßte Trypanosomenknäuel, die von einer kugelrunden, dünnen Membran umhüllt waren („spheres“ nach Minchin und Thomson). Im Innern derselben lagen fertig ausgebildete, durcheinanderwimmelnde Trypanosomen, deren Zahl jedesmal ungefähr zehn betragen mochte. Eine genaue Zählung war natürlich unmöglich. Daneben sah ich noch ein kleines Knäuel ohne Hülle, das aber nur zwei bis drei Trypanosomen enthielt. Die Präparation des fünften Flohes mißlang. Den sechsten Floh zerlegte ich 11 Stunden 13 Minuten nach Beginn des Saugaktes und beobachtete das Präparat bis zum Ablaufe der 12. Stunde. Auffallend war, daß ich bei diesem Floh keine zum Platzen reifen Kugeln mehr finden konnte, sondern nur normal gestaltete intracelluläre Trypanosomen und birnförmig verdickte Exemplare, die sich zur Kugelbildung anschickten. Außerdem sah ich mehrere freie Teilungsformen und ein kleines membranloses Knäuel, das nur aus zwei bis vier Trypanosomen bestand. Den siebenten Floh hatte ich 10 Stunden 32 Minuten nach Beginn des Saugaktes zerlegt, nachdem ich ihn 5 Stunden im Thermostaten bei $+ 37^{0}$ C gehalten hatte. Er hatte während dieser Zeit viel Kot abgegeben. Als ich das Präparat durchmusterte, war ich erstaunt, daß ich im Ventriculus trotz sorgfältiger Prüfung überhaupt nur drei Trypanosomen auffinden konnte. Daß der Floh nicht genug gesogen hätte, ist unwahrscheinlich, da ich sorgfältig auf die Flöhe beim Saugakte ge-

achtet hatte. Wahrscheinlich ist vielmehr, daß die Trypanosomen bei der hohen Temperatur verdaut wurden. Doch können erst weitere Experimente diese Frage entscheiden.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihen möchte ich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Es gelingt mit meiner Fesselungsmethode bei (fast) jedem Hundefloh, die intracellulären Trypanosomen im Epithel des Ventriculus nachzuweisen, wenn man darauf achtet, daß der Floh lange genug auf einer infizierten Ratte saugt.

2. Schon beim ersten infizierenden Saugakte wird der ganze Darmkanal des Flohes vom Ösophagus bis zum Anus mit Trypanosomen überschwemmt.

3. Ob der Floh eine dauernde Infektion erwirbt, darüber entscheidet der Umstand, ob es den Trypanosomen gelingt, sich im Dünndarm oder Rectum festzusetzen. Ob die mit dem Blute soeben eingesogenen Trypanosomen die Fähigkeit zur Anheftung besitzen oder ob diese erst die Trypanosomen erwerben, die eine intracelluläre Vermehrung durchgemacht haben, wird sich kaum entscheiden lassen.

4. Nur selten finden sich 24 Stunden nach dem infizierenden Saugakte noch Trypanosomen im Ventriculus des Hundeflohes (bei einer Temperatur von + 25 bis + 30° C!!). Oft ist der Magen schon 20 Stunden nach Beginn des infizierenden Saugaktes von Trypanosomen gereinigt.

5. Bei + 25° C kommen im Magenepithel des Hundeflohes schon 9 Stunden nach Beginn des infizierenden Saugaktes zum Platzen reife „Kugeln" vor, die über acht Trypanosomen enthalten. Das ergibt bei der sehr wahrscheinlichen Voraussetzung, daß diese Kugeln von einem einzigen Muttertiere abstammen, eine Vermehrungsgeschwindigkeit, die einer in dreistündigen Intervallen stattfindenden Zweiteilung entsprechen.

6. Die Frage, die Minchin und Thomson aufwerfen, ob die Trypanosomen nur eine oder mehrere aufeinanderfolgende intracelluläre Generationen im Mitteldarmepithel durchmachen, ist für den Hundefloh dahin zu beantworten: Die Trypanosomen machen bei + 25° C normalerweise mindestens zwei, vielleicht noch mehr intracelluläre Generationen durch.

Was die Morphologie der intracellulären Stadien anbetrifft, so kann ich die Angaben von Minchin und Thomson durchgehend bestätigen. Ich habe ebenfalls bei allen im Leben beobachteten intracellulären Stadien und bei allen Stadien, deren Färbung gelang, Blepharoplast und Geißel nachweisen können. Ergänzen kann ich

die Angaben nur in unwesentlichen Punkten. Ich habe die intracellulären Stadien nicht nur im Ausstriche, sondern auch im Schnitte verfolgt, um zu ermitteln, welche Wirkung die Parasiten auf das Epithel des Ventriculus ausüben. Dabei zeigte sich, daß sich in den jungen Zellen der Proliferationsflecken nur seltene oder gar keine Trypanosomen nachweisen ließen. Dagegen fanden sie sich in großer Menge in den Epithelzellen, die bald der Ablösung anheimfielen oder schon abgelöst waren. Diese Zellen zeigten oft so viele Trypanosomen und Trypanosomenknäuel, daß von dem Zellprotoplasma nur ein netzförmiges Gewebe übrigblieb. Einmal habe ich im Schnitte in einer Zelle, deren Abstoßung bevorstand, in einer runden Höhlung nicht weniger als ca. 40 Trypanosomen gezählt; ein anderes Mal fand ich im Ventriculus einer *Ctenopsylla musculi* Dugès eine abgestoßene Zelle, die ganz zu einer Kugelhülle ausgeweitet war. Im Innern der Höhle, deren Kontur ich mit dem

Krause gez.

Fig. 5. Viele Trypanosomen in einer Epithelzelle des Flohmagens. Schnitt. 2700 ×.

Zeichenaparate festlegte und darum ausmessen konnte, wirbelten Hunderte von Trypanosomen bunt durcheinander, die die Zelle allmählich verließen, als sie an einer Stelle geborsten war. Der Durchmesser des von den Trypanosomen ausgefüllten kugligen Hohlraumes

betrug 24 μ, während der durchschnittliche Durchmesser von „Kugeln“ mit 8—10 Trypanosomen 3,5—6 μ beträgt.

Morphologie und Vermehrung der festgehefteten Trypanosomen.

Sobald die Anheftung der Trypanosomen im Enddarme stattgefunden hat, ist eine dauernde Infektion des Flohes gesichert. Meist bilden die Trypanosomen 24 Stunden nach dem infizierenden Saugakte schon einen ringförmigen Belag auf der Dünndarmwand unmittelbar hinter dem Pylorus; oft zeigt auch die Pylorusklappe einen dichten, zottigen Behang von Trypanosomen. Diese Anheftungsweise dürfte die normale darstellen. Bei manchen Flöhen trifft man aber 24 Stunden nach dem Saugakte den Dünndarm ganz trypanosomenfrei, während sich in der Rectalblase und zwar meist in der Nähe der Anheftungsstellen der Rectaldrüsen einzelne Trypanosomen oder ganze Klumpen festgesetzt haben. Ob in diesen Fällen eine Infektion des Dünndarmes stattfindet, ist zweifelhaft, da nicht anzunehmen ist, daß die Entwicklung der Trypanosomen nach vorn fortschreitet. Immerhin werden wohl auch die Flöhe infektiös, bei denen sich die Trypanosomen nur im Rectum ansiedeln und vermehren. Die Trypanosomen, denen es gelungen ist, sich im Dünndarme festzuheften, beginnen sich nun lebhaft durch Zweiteilung und multiple Teilung zu vermehren. Bei + 25° bis + 30° C schreitet ihre Ausbreitung so schnell vor, daß 3—4 Tage nach dem infizierenden Saugakte die Wände des ganzen Dünndarmes und zum Teil des Rectums von einem dichten, lückenlosen Flagellatenpolster bekleidet sind. Sobald dieser Zeitpunkt erreicht ist, bilden die Trypanosomen ein Hindernis für die Kotentleerung. Die überwiegende Mehrzahl der Entwicklungsstadien zeigt bei fortgeschrittener Entwicklung den Typus der „kleinen“ Trypanosomen, die Swellengrebel und Strickland so ausführlich beschrieben und abgebildet haben, daß es nutzlos ist, auf sie weiter einzugehen. Eine Unterscheidung der Rattentrypanosomen im Hundefloh von der *Leptomonas* ist außerordentlich leicht, da bei den Trypanosomen fast stets Formen mit typischer undulierender Membran neben den Stadien der multiplen Teilung vorhanden sind, während *Leptomonas*-Rasen durchgehend aus ovalen Formen bestehen, bei denen ich eine undulierende Membran noch nicht gefunden habe.

Wann enthalten die Fäces der Flöhe Trypanosomen?

Wie schon erwähnt, erscheinen die unveränderten Trypanosomen meist schon während des infizierenden Saugaktes in den Fäces der

Flöhe. Auch in dem Kote, den der Floh in der Zeit bis zum nächsten Saugakte auf die Watte abgibt, lassen sich manchmal Trypanosomen nachweisen. In den Fäces dagegen, die der Floh nach 24 Stunden während des Saugaktes auf der ersten nicht infizierten Ratte abgibt, gelingt der Nachweis meist nicht. Ich habe vier Versuche gemacht, Ratten mit solchen Fäces zu infizieren, doch sind alle vier negativ ausgefallen. Erst wenn die Entwicklung der festgehefteten Trypanosomen so weit fortgeschritten ist, daß sie eine dichte Bekleidung der Dünndarmwand und infolge ihrer massenhaften Ansammlung ein Hindernis für den durchströmenden Darminhalt bilden (vom 4.—5. Tage an), werden sie Tag für Tag in großen Mengen losgerissen und mit den Fäces entleert. Diese Tatsache erklärt zwanglos das Vorkommen der von Minchin und Thomson zuerst beobachteten nicht infektiösen Periode der Flöhe.

Das Ergebnis meiner Versuche, daß die Flöhe nach Ablauf einer nicht infektiösen Periode leicht durch ihre Fäces infizieren, ist für die phylogenetische Ableitung der Blutflagellaten interessant und wird jedenfalls auch für die Ermittlung der Übertragungsweise vieler anderer Trypanosomen Bedeutung erlangen. Es zeigt den einfachsten Weg, auf dem Insektenflagellaten zu Blutparasiten der Wirbeltiere geworden sind. Die mit den Fäces der Flöhe ausgestoßenen Trypanosomen sind auf Schleimhäute des Säugetierwirtes gelangt, haben hier günstige Lebensbedingungen gefunden und sind in die Blutbahn gelangt, von der aus sie wiederum den blutsaugenden Insektenwirt infizieren können.

Vermutlich kommt die Übertragung durch die Fäces des infizierten Überträgers auch bei anderen Trypanosomenarten und ähnlichen Blutparasiten in Frage. Sofern es sich bewahrheitet, daß der Hundefloh der Überträger der Hundeleishmania ist und daß die Leishmaniosis der Menschen durch denselben Parasiten hervorgerufen wird, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Übertragung durch die Fäces der Flöhe erfolgt, wenn diese auf die Stichwunde oder auf eine Schleimhaut gelangen. Dann dürfte auch die Gefahr der Infektion durch Reinlichkeit leicht zu beseitigen sein, was ja gut mit der Tatsache übereinstimmt, daß die unreinlichen Volksklassen hauptsächlich an der Krankheit leiden. Bei *Trypanosoma vivax* dürfte nach Roubaud und Bouffard infolge der Rüsselinfektion bei den Glossinen eine Übertragung durch den Stechakt vorkommen. Dagegen ist der Übertragungsmechanismus bei *Trypanosoma gambiense* und bei *Trypanosoma brucei* noch unbekannt. Nur bei wenigen der infektiösen Glossinen haben Kleine und Taute Trypanosomen in

den Speicheldrüsen gefunden, während bei der großen Mehrzahl die Trypanosomen nur im Darme vorhanden waren.[1]) In den Fäces infizierter Glossinen haben beide Forscher Trypanosomen gefunden; doch ist aus den Berichten nicht zu ersehen, ob die Glossinen während des Saugaktes regelmäßig auf das gestochene Tier Fäces abgeben. Ebenso unklar liegen die Verhältnisse bei *Schizotrypanum cruzi*. Die längere Dauer der nicht infektiösen Periode widerspricht der Möglichkeit einer Infektion durch die Fäces nicht, da der Zeitpunkt der vollkommenen Auspolsterung der infizierten Darmabschnitte bei größeren Insekten natürlich später erreicht wird als bei kleinen. Die Annahme, daß die Trypanosomen durch negativen Rheotropismus in die Stichwunde gelangen, ist ganz hypothetisch. Auch ist weder für die Glossinen, noch für *Conorrhinus* das Vorkommen einer Regurgitation nachgewiesen.

Die Flohzirkusmethode.

Da die Übertragungsversuche mit Flöhen bisher stets nur unsichere Ergebnisse boten, weil sich die Flöhe meist der Beobachtung durch den Experimentator entzogen und sich nur halb in seiner Gewalt befanden, so stellt meine Methode zweifellos einen großen Fortschritt dar. Da den gut gefesselten Flöhen die Möglichkeit der Flucht gänzlich genommen ist, so werden Arbeiten mit gefährlichen Krankheiten für den Forscher gefahrlos. Die genaue Kontrolle der Saugakte ermöglicht eine zeitlich ungemein scharfe Festsetzung des Anfanges und der Dauer der infektiösen Periode. Der Umstand, daß der Floh beliebig abgenommen und beliebig aufbewahrt werden kann, ermöglicht das Studium des Einflusses verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Mikroorganismen, die der Floh überträgt. Ebenso kann der Einfluß verschiedener Blutarten leicht untersucht werden. Endlich ermöglicht die genaue Kontrolle der Fäces, einerseits Spontaninfektionen des Flohes sofort zu erkennen, andererseits in jedem beliebigen Augenblicke die Microorganismenentwicklung im Floh genau und sicher festzustellen. Infolge dieser Vorzüge ist meine Methode in hohem Grade geeignet,

[1]) Anmerkung bei der Durchsicht. Nach den neueren Arbeiten von Bruce und seinen Mitarbeitern (Proceed. of the Royal Soc. B. Vol. 83 1911) ist der normale Infektionsweg von *Tryp. gambiense* durch die Glossinen die Einführung der Trypanosomen in die Stichwunde mit dem Secrete der infizierten Speicheldrüsen. Ob daneben noch eine Infektion durch die Fäces der Glossinen vorkommt, darüber liegen meines Wissens noch keine Versuche vor.

bei der Pestforschung noch ungelöste Übertragungsfragen ihrer Lösung entgegenzuführen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Obermedizinalrat Prof. Dr. Gaffky und Herrn Prof. Dr. Hartmann für ihr Wohlwollen und für ihr großes Interesse an meiner Arbeit meinen Dank abzustatten. Vor allem danke ich auch für die zahlreichen Versuchstiere, ohne die ich meine Versuche nicht in diesem Maßstabe hätte durchführen können.

Schlußsätze.

1. Das Vorhandensein einer nicht infektiösen Periode bildet keinen Beweis für eine geschlechtliche Entwicklung der Trypanosomen im Überträger.
2. Der Hundefloh überträgt die Rattentrypanosomen nach Ablauf einer nichtinfektiösen Periode durch seine Fäces, die von der Ratte abgeleckt werden.
3. Es ist mir nicht gelungen, eine Infektion durch den bloßen Stechakt hervorzurufen.
4. Eine Infektion der Speicheldrüsen habe ich bei den infektiösen Hundeflöhen bisher nicht beobachtet.

Literaturverzeichnis.

Baldrey (1909): Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung von Trypanosoma lewisi in der Rattenlaus. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 326.

Basile, C. (1911): Sulla Leishmaniosi e sul suo modo di transmissione. Rendiconti della R. Accademia dei Lincei Vol. 20. 19. März; 18. Juni.

Chagas, C. (1909): Über eine neue Trypanosomiasis des Menschen. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Vol. 1.

Gonder, R. (1912): Untersuchungen über arzneifeste Microorganismen. I. Trypanosoma lewisi. Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Orig. Bd. 61 p. 102.

Harms, B. (1912): Untersuchungen über die Larve von Ctenocephalus canis Curtis. Inaug.-Diss. Berlin.

Kleine, F. K. u. Taute, M. (1911): Ergänzungen zu unseren Trypanosomenstudien. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 31 p. 321.

Landois, L. (1866): Anatomie des Hundeflohs (Pulex canis Dugès). Nova acta Acad. Leop. Carol. Vol. 33.

Manteufel (1910): Studien über die Trypanosomiasis der Ratten mit Berücksichtigung der Übertragung unter den natürlichen Verhältnissen und der Immunität. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 33 p. 46.

Minchin, E. A. (1910): On some parasites observed in the rat-flea (Ceratophyllus fasciatus). Festschr. z. Geburtstage Richard Hertwig's Bd. 1 p. 291.

Minchin, E. A. and Thomson, J. D. (1910): The transmission of Trypanosoma lewisi by the rat-flea (Ceratophyllus fasciatus). (Preliminary communication.) Proceed. of Royal Society B. Vol. 82.

— — (1911): The transmission of Trypanosoma lewisi by the rat-flea (Ceratophyllus fasciatus). British Medical Journal. 3. Juni 1911.

— — (1911): On the occurrence of an intracellular stage in the development of Trypanosoma lewisi in the rat-flea. (Preliminary note.) British Medical Journal. 19. August 1911.

Nöller, W. (1912): Über Blutprotozoen einheimischer Nagetiere und ihre Übertragung. Vortrag vor der Berl. Mikrobiol. Gesellsch. am 13. Febr. 1912. Sitz.-Ber. in der Berl. klin. Wochenschr. 1912 Nr. 11, 11. März, p. 524.

Nuttall, G. H. F. (1908): The transmission of Trypanosoma lewisi by fleas and lice. Parasitology Vol. 1 p. 296.

Porter, A. (1911): The structure and life-history of Crithidia pulicis n. sp., parasitic in the alimentary tract of the human flea, Pulex irritans. Parasitology Vol. 4 p. 327.

Prowazek, S. (1905): Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 22 p. 351.

Rabinowitsch, L. u. Kempner, W. (1899): Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 30 p. 251.

Sangiorgi, G. (1911): Sulla presenza di forme di Leishmania infantum nella pulce (Pulex serraticeps) dei cani randagi di Catania. Pathologica Vol. 3. 15. Januar 1911. [Nur im Referat benutzt.]

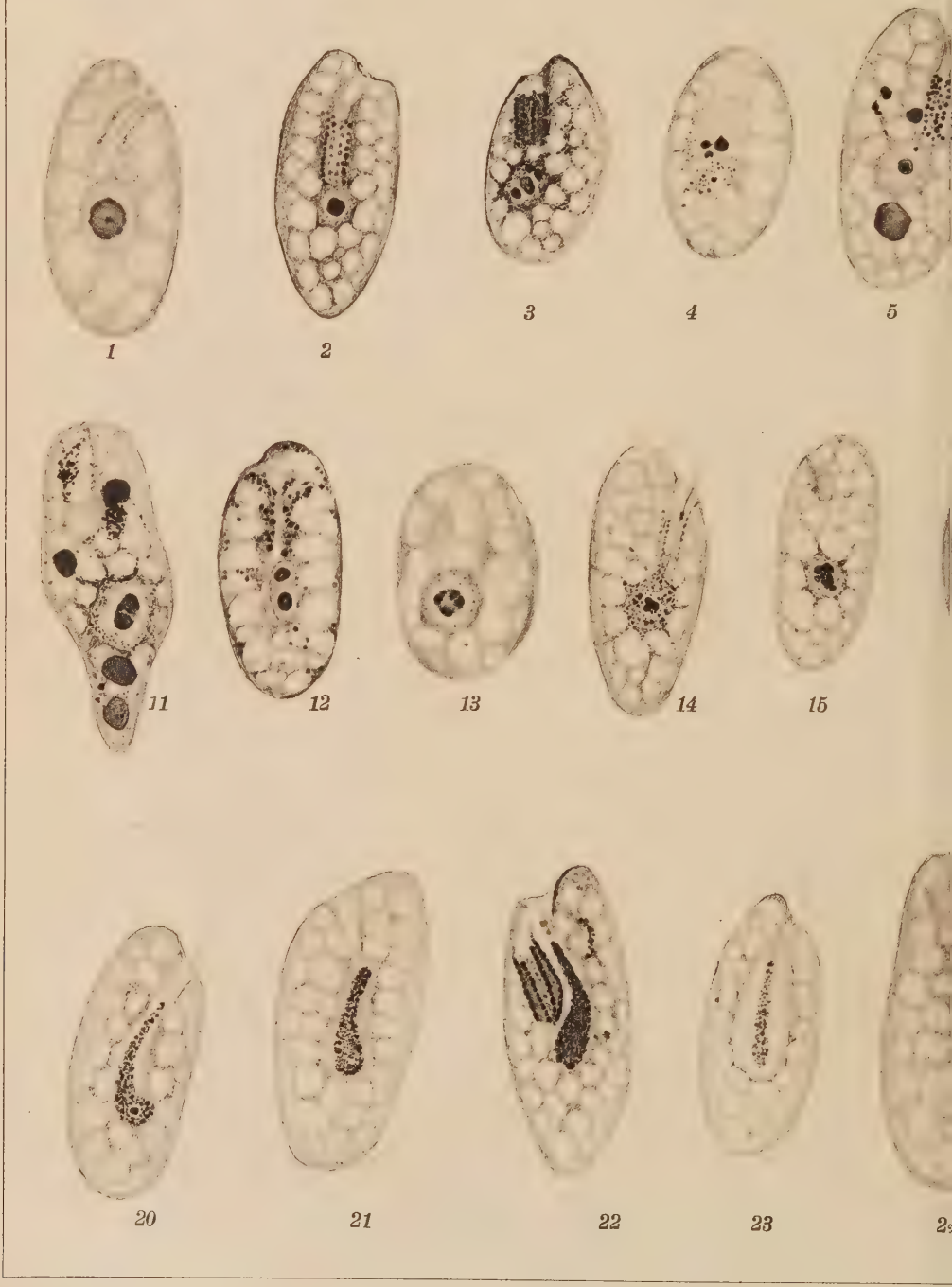
Strickland, C. (1911): The mechanism of transmission of Trypanosoma lewisi from rat to rat by the rat-flea. British Medical Journal. 6. Mai 1911.

Strickland, C. and Swellengrebel, N. H. (1910): Notes on Trypanosoma lewisi and its relation to certain arthropoda. Parasitology Vol. 3 p. 436.

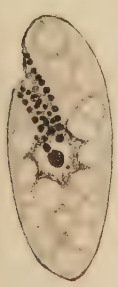
Swellengrebel, N. H. and Strickland, C. (1910): The development of Trypanosoma lewisi outside the vertebrate host. Parasitology Vol. 3 p. 360.

Swingle, L. D. (1911): The transmission of Trypanosoma lewisi by rat-fleas (Ceratophyllus sp. and Pulex sp.), with short descriptions of three new herpetomonads. The Journal of Infections Diseases Vol. 8 p. 125.

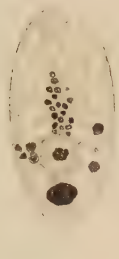
G. Pätz'sche Buch[illegible]rei Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.



Krause u. Nägler gez.

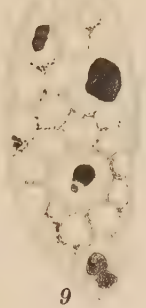


6

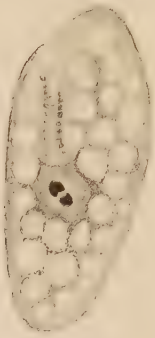


7

8



9



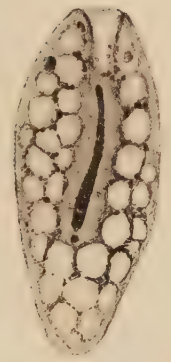
10

6

17

18

19



25

26

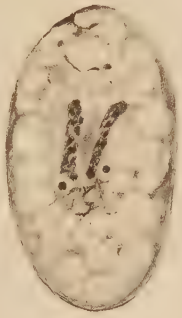
27

28

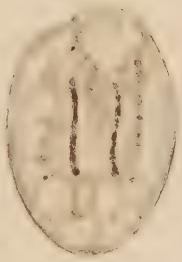
J. B. Obernetter, München, reprod.

Fischer, Jena.

29

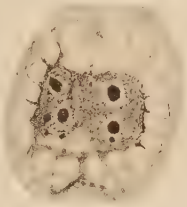


30

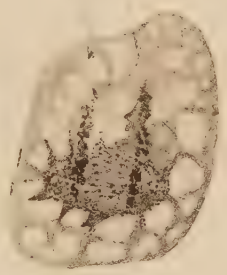


31

32



35

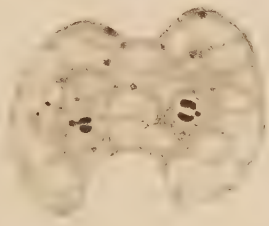


33

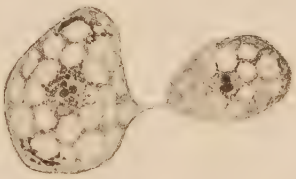
36

34

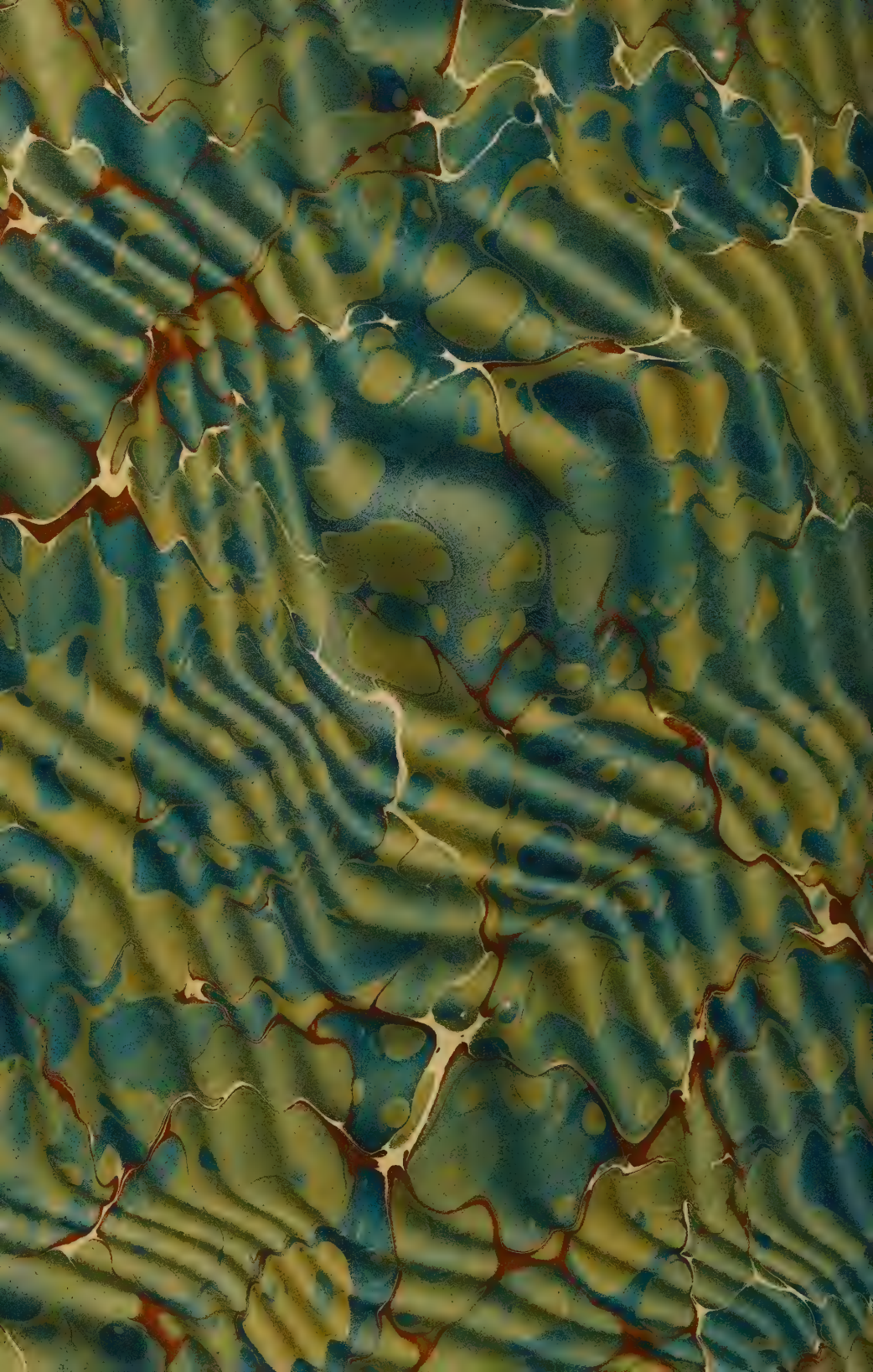
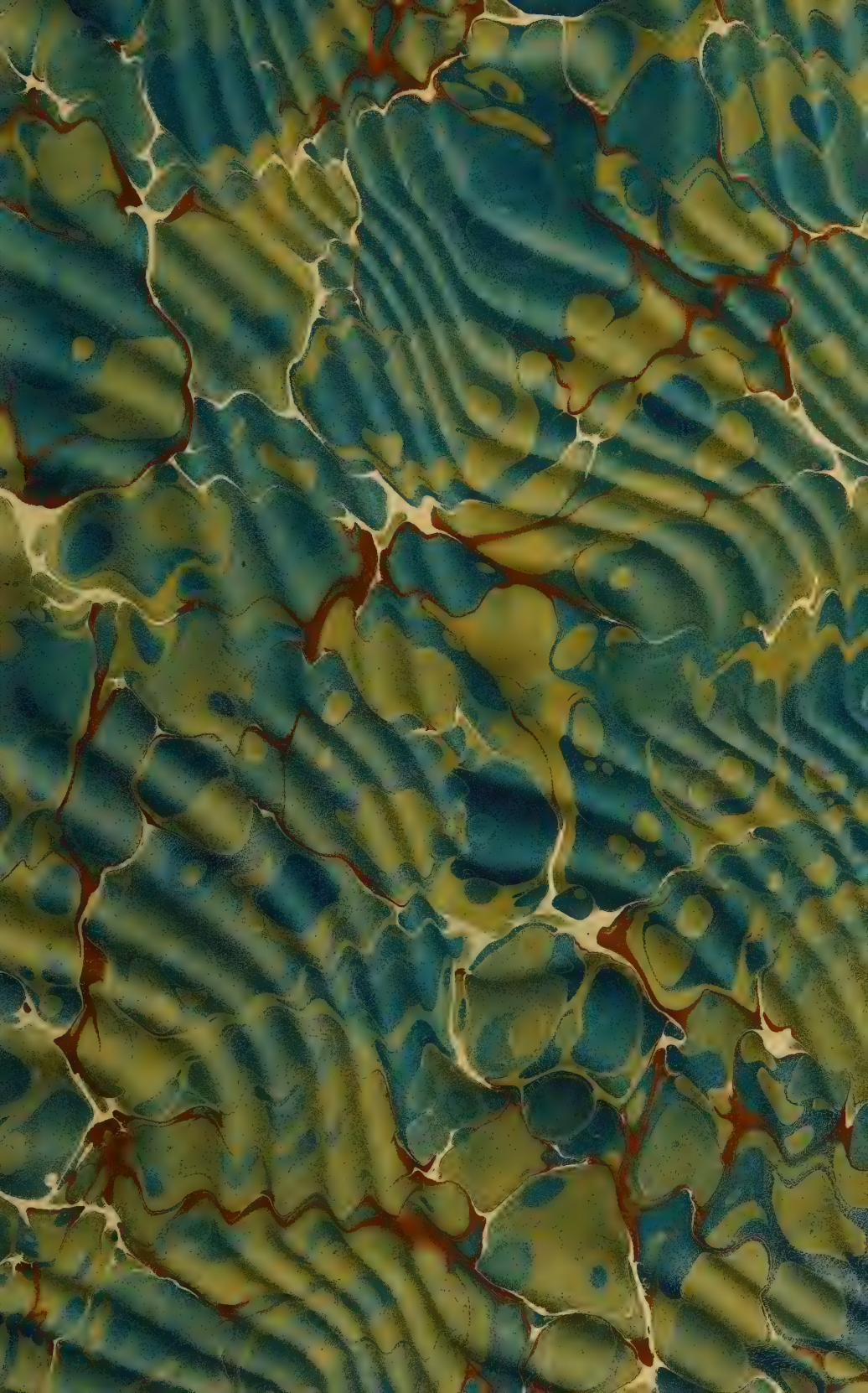
37



38



39

Krause u. Nägler gez. J. B. Obernetter, München, reprod.

*Verlag von **Gustav Fischer, Jena.***